ÜBER DIE EFFEKTE VON SELEKTION, REKOMBINATION UND GENINTERAKTION AN ALLELEN VON GEKOPPELTEN ENZYMLOCI UND EINEM BALANCIERTEN LETALSYSTEM IN MODELLPOPULATIONEN VON DROSOPHILA MELANOGASTER

DISSERTATION
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
RUDOLF ÖLLER
aus Steyr (Österreich)

1980

1981

81 26

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548919_0056

ÜBER DIE EFFEKTE VON SELEKTION, REKOMBINATION UND GENINTERAKTION AN ALLELEN VON GEKOPPELTEN ENZYMLOCI UND EINEM BALANCIERTEN LETALSYSTEM IN MODELLPOPULATIONEN VON DROSOPHILA MELANOGASTER

DISSERTATION
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard–Karls–Universität Tübingen

vorgelegt von
RUDOLF ÖLLER
aus Steyr (Österreich)

1981

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung: 11. Dezember 1980

Dekan:	Professor Dr. A. Hager
1. Berichterstatter	Professor Dr. D. Sperlich
2. Berichterstatter	Professor Dr. K. Wöhrmann

I. Einleitung 3
I.1. Allgemeines 3
I.2. Spezielle Denkansätze 6
II. Material und Methoden 9
II.1. Haltung der Tiere 9
II.1.1. Ausgangsstämme 9
II.1.2. Nährmedium 10
II.1.3. Zuchtbecher 10
II.2. Elektrophoretische Allozymauftrennung u. Färbungen.. 11
II.3. Populationen der Hauptversuche 12
III. Ergebnisse 17
III.1. Vorversuche 17
II.1.1. Rekombination zwischen Allelen der Idh- u. Pgm Loci 17
III.1.2. Rekombination Idh - Ly/D - Pgm 19
III.1.3. Rekombination se - Idh - Pgm 20
III.1.4. Verschiedene Fitness der Cis- u. Trans- Typen ? . 22
III.1.5. Test auf verdeckten Polymorphismus 23
III.1.6. Herstellung der benötigten Stämme 24
III.1.7. Erzeugte Stämme 26
III.2. Hauptversuche 27
III.2.1. Die CIS- und TRANS- Linien 27
III.2.1.1. Allelfrequenzen in den CIS- und TRANS- Linien.. 29
III.2.1.2. Chromosomenfrequenzen i.d. CIS- u. TRANS Lin. . 32
III.2.1.3. Austausch - Ungleichgewicht 38
III.2.2. Die Ly/D - Linien 44
III.2.2.1. Allelfrequenzen der Ly/D - Linien 45
III.2.2.2. Chromosomenfrequenzen der Ly/D Linien 48
III.2.2.3. Austausch - Ungleichgewicht i.d. Ly/D Linien .. 55
IV. Computermodell 65
IV.1. Allgemeines 65
IV.2. Grenzen und Fehler 67
IV.3. Das Programm 68

V. Diskussion 78
V.1. Rekombinationsversuche 78
V.2. CIS- und TRANS- Linien 79
V.3. Die Ly/D - Linien 88
V.4. Schlußbemerkungen 97
VI. Zusammenfassung 98

Anhang 100
Resultate der CIS- und TRANS- Linien ..... A 0
Resultate der Ly/D- Linien ..... A 23
Literaturverzeichnis ..... A 62

I.Einleitung :

I.1. Allgemeines:

Zahlreiche Untersuchungen auf dem Gebiet der theoretischen Populationsgenetik beschäftigen sich mit dem Einfluß bestimmter Parameter auf die genetische Zusammensetzung von Populationen. Diese Untersuchungen sollen Aufschlüsse über die Mechanismen geben, die die Erhaltung eines genetischen Polymorphismus in der Natur und die Fixierung neumutierter Gene bewirken. Die Ursachen der Erhaltung eines genetischen Polymorphismus in der Natur sind nach wie vor ein wichtiges Problem der Populationsgenetik.
In der Literatur beschränken sich die theoretischen populationsgenetischen Modelle für diploide, sexuell reproduzierende Populationen in der Regel auf deterministische und/oder stochastische Systeme mit ein, zwei oder drei Genloci, zwei Allelen und multiplikativen oder additiven Genwechselwirkungen. Das einfachste populationsgenetische Modell stammt von HARDY und WEINBERG (Hardy-Weinberg Gesetz) und berücksichtigt nur einen Genlocus mit zwei Allelen. Parameter wie Fitnesswerte für Genotypen oder Gameten werden in diesem Modell nicht berücksichtigt. Eine Erweiterung dieses Modells ist ein Einlocus Modell, in dem die verschiedenen Genotypen unterschiedliche Fitness haben. Eine Zusammenstellung mathematischer Einlocus Modelle mit unterschiedlichen Fitnesswerten für alle Genotypen findet sich u.a. bei SPERLICH (1973).
Erste Denkansätze für theoretische 2 Locus Modelle stammen von DARLINGTON (1939) und FISHER (1930). Fisher überlegte, daß zwei gekoppelte, selektiv bevorzugte Allele zweier Gene, die Rekombinationswerte zwischen ihnen herabsetzen müßten. Daraus könnte sich dann später eine Erhöhung der Koppelung zwischen diesen Genen auf dem betreffenden Chromosom ergeben. In der Folge entstanden theoretische Modelle in Fülle, die alle den Ursachen des in der Natur beobachteten genetischen Polymorphismus auf die Spur kommen wollten. (DOBZHANSKY, 1970). Der "Normalfall" eines Modells sah dann

zumeist so aus, daß deterministische Prozesse in diploiden Populationen mit Zufallspaarung, Fitnesswerten für jeden Genotyp und Rekombination zwischen den Genen angenommen wurden.

KIMURA (1956) knüpfte an FISHER an und behandelte eingehender die Frage der Koppelung zweier Gene, allerdings mit symmetrisch verteilten Fitnesswerten. BODMER u. PARSONS (1962) behandelten dieses Thema bereits allgemeiner. NEI (1967) diskutierte erstmals ein 3 Locus - Modell.

Weitere 2- und Multilocusmodelle arbeiteten teilweise besondere Aspekte heraus :

HILL a. ROBERTSON (1968; Austausch-Ungleichgewicht in kleinen Populationen), KOJIMA a. LEWONTIN (1970; Koppelung und Genwechselwirkung), FRANKLIN a. LEWONTIN (1970; Selektion an Genen oder an adaptiven Genblöcken?), KARLIN a. FELDMANN (1970; 2 Locus - Modell mit symmetrisch verteilten Fitnesswerten), OHTA a. KIMURA (1970; assoziative Heterosis in kleinen Populationen), OHTA (1971; assoziative Heterosis durch Koppelung mit nachteiligen Mutationen), LITTLER (1972; 2 Locus-Modell mit Austausch-Ungleichgewicht ohne Selektion und Mutation), MAYNARD SMITH a. HAIGH (1974; assoziative Heterosis durch Koppelung mit einem selektiv bevorzugten Gen.), STROBECK (1974; 2 Locus - Modell mit verschiedenen Rekombinationswerten in ♀♀ und ♂♂), OHTA a. KIMURA (1975; assoziative Heterosis neutraler Gene durch gekoppelte nicht-neutrale Gene), KARLIN a. CARMELLI (1975a; 2 Locus Modelle mit natürlicher und künstlicher Selektion), KARLIN (1975; 2 Locus - Modell mit Selektion - verschiedenen Interpretationen), KARLIN a. CARMELLI (1975b; numerische Computerstudien über 2 Locus - Modelle mit Selektion), STROBECK (1976; 3 Locus - Modell mit multiplikativer Fitnesswirkung), STROBECK, MAYNARD SMITH a. CHARLESWORTH (1976; "Hitch-hiking Effekt" und Auswirkung auf die Rekombination), FRANKLIN a. FELDMANN (1977; 2 Locus Modell mit gleichzeitig stabilem Austausch-Gleichgewicht und -Ungleichgewicht), CHARLESWORTH, CHARLESWORTH a. STROBECK (1977; Computersimulation eines 2 Locus Modells mit

Selektion: Hitch-hiking Effect" und Rekombination), YAMAZAKI (1977; Heterosis in einem Multilocus-System mit Computersimulation), GIESEL (1977; Austausch Ungleichgewicht in Populationen mit überlappenden Generationen), THOMSON (1977; assoziative Heterosis in einem 3 Locus - Modell mit ein oder zwei neutralen Genen), LINNEY (1977; 2 Locus - Modell mit stabilisierender Selektion durch phänotypisch bedingte Fitnesswerte), KARLIN a. FELDMAN (1978; 2 Locus - Modell mit multiplikativen Fitnesswerten und gleichzeitiger Stabilität von Austausch-Gleichgewicht und -Ungleichgewicht), EGGERS-SCHUMACHER (1975; Einfluß von Zufallsparametern auf populationsgenetische Modelle).

Diese Liste populationsgenetischer (theoretischer) Arbeiten erhebt keinerlei Anspruch auf Vollständigkeit. Tatsächlich gibt es bereits eine nur schwer übersehbare große Zahl von theoretischen Arbeiten. Außerdem zeigt sich in der Gesamtheit der populationsgenetischen Literatur eine ziemlich strenge Trennung zwischen theoretischen und experimentellen Arbeiten. Letztere unterteilen sich wiederum in Untersuchungen natürlicher und (künstlicher) Laborpopulationen. Kombinationen theoretischer Modelle und empirischer Ergebnisse finden sich in der Literatur so gut wie überhaupt nie. Dies ist nicht verwunderlich, sind derlei Bestrebungen nämlich nicht unbedenklich. (Ein repräsentativer Meinungsquerschnitt dieses Themas findet sich bei KARLIN a. NEVO 1976). Mit Recht wird darauf hingewiesen, daß Multilocusmodelle andere Resultate bringen, als 2 Locus - Modelle (FRANKLIN a. LEWONTIN 1970) und bis heute ist von keiner Tier- und Pflanzenart nicht einmal die Zahl der Struktur- geschweige denn der Regulationsgene bekannt.

Trotzdem soll in der vorliegenden Arbeit der Versuch gemacht werden, Laborpopulationen über mehrere Generationen zu untersuchen, dazu ein einfaches populationsgenetisches Computermodell zu entwickeln und hiermit die Vorgänge in den Populationen zu erklären.

I.2. Spezielle Denkansätze:

Im 2 Locus 2 Allel Fall (Modell) gibt es 10 verschiedene Genotypen, wenn die doppelt Heterozygoten als CIS- und TRANS-Typen unterschieden werden:

Konkret:

	A B	A b	a B	a b
A B	AA BB	AA bB	aA BB	aA bB
A b	AA Bb	AA bb	aA Bb	aA bb
a B	Aa BB	Aa bB	aa BB	aa bB
a b	Aa Bb	Aa bb	aa Bb	aa bb

10 Genotypen

Schon beim 2 Locus 2 Allel Modell ergeben sich rechnerisch faktisch unendlich viele Kombinationsmöglichkeiten. Verschiedene Fitnesswerte für die 10 Genotypen, die überdies nicht konstant sein müssen (KOJIMA, 1971), verschiedene Rekombinationswerte zwischen den Genloci, überlappende Generationen, u.a. mehr gehen in die Rechnung ein. Aus diesem Grunde gibt es auch keine allgemeinen expliziten Lösungen für 2 Locus - Modelle.

Klärungsversuche für Vorgänge in Populationen mit Hilfe theoretischer Modelle wären also nur durch diverse Einschränkungen möglich. Eine erste Einschränkung ergäbe die Einführung diskreter Generationen statt überlappender, eine weitere die absolute Konstanthaltung der Umweltfaktoren (Temperatur, Nährmedium, Populationsgröße etc.). Eine weitere Möglichkeit einer Vereinfachung der Versuchsanordnung bietet sich in der Reduktion der Genotypzahl an, etwa durch einen oder zwei Letalfaktoren:

	A B	A b·	a B	a b·
A B	AA BB	AA Bb·	Aa BB	Aa Bb·
A b·	AA Bb·	~~AA b·b·~~	aA Bb·	aA b·b·
a B	aA BB	aA Bb·	aa BB	aa Bb·
a b·	aA b·B	~~aA b·b·~~	aa b·B	~~aa b·b·~~

7 Genotypen möglich

b· bezeichnet ein Allel am B-Locus, das homozygot Letalität bewirkt.

a sei ein Allel d. A-Locus, das im homozygoten Zustand keine Letalität zur Folge hätte.

Ein 2 Locus - Modell mit 2 rezessiven Letalfaktoren (Allele a˙ und b˙) reduziert die Zahl der Genotypen bereits auf 5.

	A B	A b˙	a˙ B	a˙ b˙
A B	AA BB	AA Bb˙	Aa˙ BB	Aa˙ Bb˙
A b˙	AA b˙B	~~AA b˙b˙~~	Aa˙ b˙B	Aa˙ b˙b˙
a˙ B	a˙A BB	a˙A Bb˙	~~a˙a˙ BB~~	a˙a˙ Bb˙
a˙ b˙	a˙A b˙B	~~a˙A b˙b˙~~	~~a˙a˙ b˙B~~	~~a˙a˙ b˙b˙~~

5 Genotypen

Ein 2 Locus - Modell endlich mit einem balancierten Locus, dessen Allele homozygot Letalität bewirken, reduziert die Zahl der möglichen Genotypen gar auf 4. (Am B-Locus sollen die Allelkombinationen B˙B˙ und b˙b˙ Letalität bewirken).*)

	A B˙	A b˙	a B˙	a b˙
A B˙	~~AA B˙B˙~~	AA B˙b˙	Aa B˙B˙	Aa B˙b˙
A b˙	AA b˙B˙	~~AA b˙b˙~~	Aa b˙B˙	Aa b˙b˙
a B˙	~~aA B˙B˙~~	aA B˙b˙	~~aa B˙B˙~~	aa B˙b˙
a b˙	aA b˙B˙	~~aA b˙b˙~~	aa b˙B˙	~~aa b˙b˙~~

4 Genotypen.

Diese Überlegung ist nicht bloß Theorie. Bei Drosophila melanogaster gibt es solche künstliche Systeme. Es handelt sich dabei um die balancierten Komplexe der Markierungsstämme wie z.B. den Ly/D "Locus" am linken Arm des Chromosoms III. Als gekoppelte Loci bieten sich dabei u.a. die sichtbaren Mutanten st, se etc. an, doch erscheint für eine experimentelle Untersuchung die Wahl eines Allozymlocus interessanter. Die Wahl eines Allozymlocus ist deshalb von Bedeutung, weil Allozymloci eine natürliche Variabilität darstellen. Sichtbare Mutanten werden mit hoher Wahrscheinlichkeit gegenselektioniert.

*) Es gibt noch diesen Fall: 2 Loci mit je zwei Allelen, die homozygot letal sind. Dann überleben nur noch A˙a˙/B˙b˙. Dieses Modell kann außer Acht gelassen werden.

Sie spielen in der Natur nur eine sehr geringe Rolle.
Die Entscheidung fiel für die im folgenden dargestellten Experimente auf zwei Allozymloci, und zwar auf den in Richtung zum Centromer des Chromosoms III liegenden Pgm-Locus (Phosphoglucomutase) und auf den vom Ly/D System* etwas weiter weg in Richtung Chromosomenende liegenden Idh-Locus (Isocitratdehydrogenase). Ein zwischen Idh-Locus und Ly/D - System liegender Est-Locus (Esterase) kam nicht in Betracht, weil Esterasen bei der Auftrennung durch Stärkegelelektrophorese ein anderes Puffersystem benötigen, als Idh und Pgm.
Somit wurden außer dem Ly/D Stamm noch Stämme benötigt, die Idh- und Pgm- Allele lieferten, die von den jeweiligen + Allelen in der Stärkegelelektrophorese klar und deutlich abwichen.
Alle benötigten Stämme fanden sich in unseren Stammkulturen, die weitere Vorgangsweise soll in den folgenden Kapiteln näher erläutert werden.

*) Das Ly/D- System wird im Verlaufe dieser Arbeit als ein einziger Genlocus betrachtet, obwohl es sich nicht um zwei Allele eines Locus handelt. S.S.9 Kap.II.1.1.

II. Material und Methoden:

II.1. Haltung der Tiere:

II.1.1. Ausgangsstämme:

1) Ponza-3: D. melanogaster Wildstamm, der 1963 auf der Mittelmeerinsel Ponza (Italien) gefangen wurde. Phänotypisch +. Seltenes Pgm-Allel. (Siehe Seite 14).*
2) w^a (white apricot): Orangegelbe Augen. Seltenes Idh-Allel. (siehe Seite 14).*
3) Ly/D (Lyra/Dichaete): Ly und D sind zwei Mutationen, die homozygot letal sind. Sie liegen am Chromosom III (=linker Arm) von D. melanogaster. (LINDSLEY u. GRELL). Dichaete ist mit einer kleinen Inversion assoziiert (69D3-E1 70D13-D1). Diese Inversion liegt dem Ly-Locus gegenüber, so daß sich Ly und D gegenseitig ausbalancieren. Ly bewirkt um 50% schmälere Flügel als beim Wildtyp. D hat eine Spreizung der Flügel um 45° nach außen und um 30° nach oben zur Folge. Die Kombination Ly/D zeigt also schmale Flügel, die seitlich und leicht nach oben gehalten werden. Ly/D Tiere zeigen gegenüber + Tieren verminderte Viabilität. Ly und D sind zwei verschiedene Loci. In der Folge werden sie behandelt wie zwei Allele eines Locus.*
4) Oregon: Phänotypisch +. Homozygot + am Idh- und Pgm- Locus. (Referenzstamm). (Siehe auch Seite 14).*
5) se (sepia): Augen dunkel gefärbt, ansonsten phänotypisch +. (Idh- und Pgm- Allele siehe Seite 14).*
6) bw,st (brown, scarlet): Augen weiß. (Idh- und Pgm- Allele siehe Seite 14).*

* Von Idh fanden sich 2 Allozyme, ein rasch und ein langsam wanderndes. Da das langsam wandernde Allozym in der Natur das häufigere ist, erhielt dieses als Symbol das Zeichen "+", das rasch wandernde Allozym aber "F"(fast). Bei Pgm ist es umgekehrt. Das rasch wandernde Allozym ist "+", das langsam wandernde "S"(slow). Die Allozymbezeichnung wird auf die Allele übertragen.

II.1.2. Nährmedium:

Das Nährmedium für die Tiere setzte sich wie folgt zusammen:

1 l Wasser
8 g Agar
10 g Hefe
80 g Zucker
63 g Haferflocken
40 g Malzextrakt
63 g Gerstenmalzkörner
4 g Nipagin (Methyl 4-hydroxybenzoat) gelöst in Alkohol.

Nach Abgießen des heißen Nährmediums in die Zuchtbecher und nach dem Erkalten der Masse wurden noch einige Tropfen einer frischen Hefelösung zugegeben.

II.1.3. Zuchtbecher:

Die Ausgangsstämme von D. melanogaster wurden in Kunststoffbechern der Fa. Greiner gehalten (Nr. 174 R, Ø 5cm, tief 10 cm). Die Ein-Pärchen Kreuzungen erfolgten in kleineren Bechern. (Nr. 68R, Ø 3,5 cm, tief 8 cm; Nr.16R, Ø 2cm, tief 6 cm).
Die Tiere der Hauptversuche befanden sich in 250 ml - Glasflaschen.
Alle Gefäße waren mit Ceaprenstopfen verschlossen.
Alle Untersuchungen wurden bei 25°C durchgeführt. Bei einer Ausnahme wird gesondert darauf hingewiesen.

II.2. Elektrophoretische Allozymauftrennung und Färbungen:

Stärkegelelektrophorese wurde nach bereits beschriebenen Methoden durchgeführt (LAKOVAARA u. SAURA, 1970; SHAW u. PRASAD, 1970; AYALA u. POWELL, 1972) , allerdings mit kleinen Abänderungen.
Folgende Rezepte wurden verwendet:

Elektrodenpuffer: 163,5 g Tris(hydroxymethyl)aminomethan $C_4H_{11}NO_3$
90,3 g Zitronensäure $C_6H_8O_7 \cdot H_2O$
10 l bidestilliertes H_2O

Gelpuffer: 266,6 ml Elektrodenpuffer plus bidest H_2O auf 1 l.

Färbelösung: 15 g Tris(hydroxymethyl)aminomethan gelöst in 1 l H_2O bidest. Der pH-Wert von 7,5 wurde mit 1M-HCl und pH-Meter eingestellt.

Je nach Bedarf wurden für die Elektrophorese zwei verschieden große Gelwannen verwendet. Die kleinere (1x15x18 cm) bot Platz für 25 Proben, die größere (1x18x26 cm) für 100.

	kleines	großes Gel
Stärke: Sigma*	27 g	35 g
El-Starch°	23 g	40 g
Gelpuffer:	100 ml	150 ml
Bidest H_2O:	300 ml	450 ml

Das Gemisch der beiden Stärkemehle wurde vorerst in Erlenmeyerkolben in kaltem Gelpuffer gut gelöst. Hernach wurde unter ständigem, kräftigen Schütteln nach und nach heißes H_2O bidest zugegeben und über einem Bunsenbrenner erhitzt, solange, bis Blasen aufstiegen. Nach 30 Sekunden dauernder Entgasung mittels Wasserstrahlpumpe wurde die zähflüssige Masse in die Gelwanne geleert.

* Sigma - Gel Nr. S-4501
° Electro - Starch - Gel Nr. lot#307

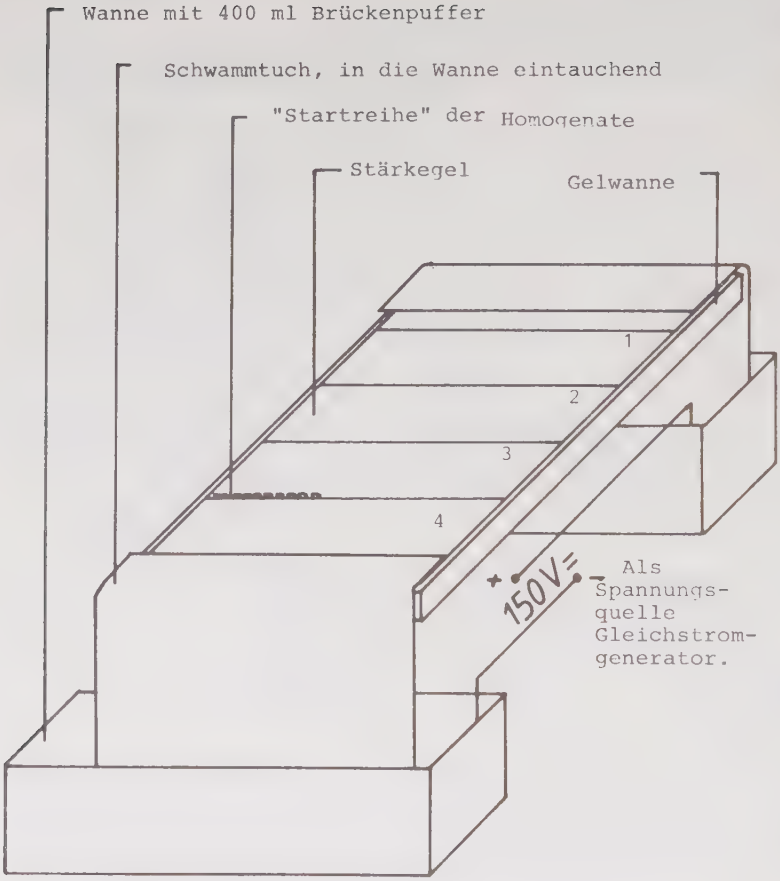


Abb.: 1
Schematische Darstellung der technischen Anordnung für Elektrophorese mit großen Gelwannen. 1,2,3,4: "Startreihen" der Enzyme. In Reihe 4 sind einige herausragende Filterstreifen dargestellt.

Nachdem sie oberflächlich erstarrt waren, standen die Gele über Nacht mit einer Kunststoff-Klarsichtfolie bedeckt waagrecht an einem stoßgesicherten Ort, um so die nötige Festigkeit und Homogenität zu erreichen. Die zu untersuchenden Tiere wurden ebenfalls einen Tag vor der Elektrophorese präpariert durch Einfrieren in einer Tiefkühltruhe bei ca. -15°C. Wie sich nämlich herausstellte, ergab diese Vorgangsweise schärfere Banden im Gel.
Die Homogenisierung der Fliegen erfolgte in kleinen Ausnehmungen eines Hartplastikblocks nach Zugabe von 30µl Gelpuffer. 4x10 mm große Filterstreifen saugten das Homogenat auf. Das Gel wurde sodann ca. 7 cm vom Rand mit einem scharfen Messer aufgeschnitten (kleines Gel: 1 Schnitt = 1 "Startreihe", großes Gel: 4 Schnitte = 4 "Startreihen"). Die Reihen beim großen Gel befanden sich in Abständen von 4 cm.
(Siehe Abb.: 1 . Methode mündlich von W. PINSKER. Siehe auch bei POULIN-ALFELD 1978.)

Ein schmaler Streifen aus Schwammtuch zwischen Gel und Gelwannenrand komprimierte das Gel leicht, was guten Kontakt an den Schnittstellen während der Elektrophorese gewährleistete. Die Gele lagen, während sie unter Spannung standen, horizontal auf den Elektrodenwannen. In die Wannen tauchten Schwammtücher ein, die die Gele am Rande jeweils auf einer Länge von ca. 3 cm berührten. Über der Auflagestelle der Schwammtücher lagen noch 1x4x20cm große Glasplatten zu Befestigung. Die Elektrophorese selber fand im Kühlschrank bei einer Temperatur von 5°C statt. Die Gele waren 5 Stunden einem Gleichstrom von 40 mA ausgesetzt, es wurde darauf geachtet, daß die Spannung 200 V nicht überschritt.
Nach Beendigung dieses Vorganges wurde aus den Schnittstükken der Gele jeweils 2mm dicke Schichten herausgeschnitten, je 2 in Klarsichtwannen gelegt und nach Zugabe von 50 ml Färbelösung pro Klarsichtwanne 2 Stunden in Dunkelheit und bei 37°C inkubiert.
Wie bereits erwähnt, erlaubte eine Kombination zweier Rezepte ein Simultanfärbung von Idh und Pgm.

Färbelösung für Simultanfärbung von Idh u. Pgm:

50 mg DL-Isozitronensäure (Serva 26650)
600 mg Glucose-1-Phosphat (Boehringer Mannh. 105287)
25 mg NADP (Boehr.Mannh. 240354)
30 mg NBT (Nitroblautetrazoliumchlorid) (Serva 30550)
30 mg EDTA (Äthylendiamintetraessigsäure) (Serva 11280)
250 mg $MgCl_2$ (Merck 5833)
0,5 mg G-6-pdh in Lösung (= 100µl) (Boehr.Mannh. 2739)
5 mg PMS (Phenazinmethosulfat) (Serva 32030)
100 ml Tris-HCl Puffer pH 7,5 (Tris von Sigma T-1378)

Folgende Banden zeigten sich nach etwa 2 Stunden.:
Von den 10 möglichen Genotypen bzw. Phänotypen des 2-Locus - 2-Allel Falles seien hier die 9 unmittelbar ersichtlichen dargestellt. Die doppelt Heterozygoten sind ja nur auf dem Umweg über eine Einkreuzung als Cis- oder Trans- Genotypen identifizierbar:

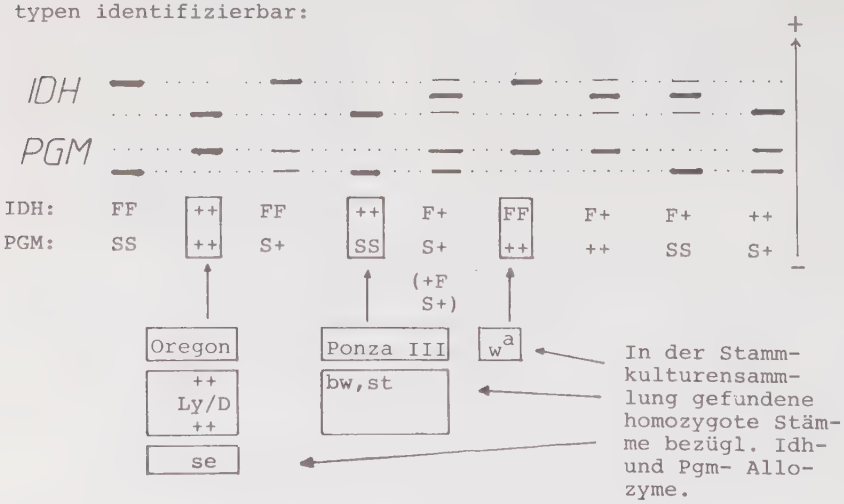


Abb.: 2 Färbebanden von Idh und Pgm. Die + - Banden sind identisch mit denen des OREGON - Stammes. F = fast, S = slow.

Die Stämme Oregon (Normalstamm), Ly/D und se unserer Stammkulturenzucht waren homozygot für die + Allele sowohl am Idh- wie am Pgm-Locus. Der w^a - Stamm war homozygot für ein schnelles ("fast") Allel am Idh- Locus und das + Allel am Pgm- Locus. Die Stämme bw,st und Ponza-3 waren homozygot für ein langsames ("slow") Allel am Pgm-Locus und das + Allel am Idh-Locus. Unter allen anderen getesteten Stämmen der Stammkulturenzucht gab es keinen, der am Idh- oder Pgm- Locus Polymorphismus zeigte bzw. homozygot war für ein anderes als das jeweilige + - Allel.
Wie im nächsten Kapitel* noch genauer erklärt wird, wurde der se- Stamm zur Überprüfung der Lokalisierung des Idh-Locus verwendet. Der bw,st- Stamm wurde nicht weiter verwendet wegen der unmittelbaren Nähe des st- Locus zum Pgm- Locus.

II.3. Populationen der Hauptversuche:

Die Populationen der Hauptversuche (III.2.1.; III.2.2.) wurden in diskreten Generationen in 250 ml Glasflaschen gehalten.

Wie mehrere Stichproben ergaben, schwankte die effektive Populationsgröße bei den CIS- und TRANS- Stämmen ** zwischen 2000 und 4000 Individuen. Diejenige der Ly/D Populationen *** wies pro Generation nur etwa 1000 bis bis 2000 Tiere auf. Somit lag die effektive Populationsgröße wie auch die aktuelle (n_a und n_e) bei den CIS- und TRANS- Stämmen bei ungefähr 3000. n_a und n_e bewegte sich bei den Ly/D Populationen in der Größenordnung von ca. 1500. Diese Größenordnung berechtigt zu der Annahme, daß Zufalls- oder Driftwirkungen auf Grund der Populationsgröße keine Rolle gespielt haben. (siehe z.B.bei SPERLICH 1973).
Die Tiere jeder Population befanden sich jede Generation in

* III.1.3. ** Seite 27 *** Seite 44

jeweils zehn Flaschen. Um zu vermeiden, daß beim Umsetzen der Tiere in frisch beschickte Nährbodenflaschen eine Aufgliederung der Populationen in zehn verschiedene Subpopulationen stattfand, wurden alle Tiere einer Generation in einem 500ml PVC- Behälter geleert, mit Äther kurz betäubt, durch leichtes Schütteln kurz gemischt und daraufhin gleichmäßig auf zehn frische Nährbodenflaschen verteilt. Diese Tiere verbleiben dann genau 4 volle Tage in den Flaschen. Nach 4 Tagen wurden die Tiere endgültig entfernt. Etwa 10 Tage nach dem Umsetzen begannen dann jeweils die F_{n+1} Tiere zu schlüpfen. Von diesen geschlüpften Tieren wurden sofort ♂♂ für die Stichproben entnommen. Nach 14 Tagen waren die Populationsgrößen von 1000 bis 2000 bzw. von 2000 bis 4000 Tieren erreicht. Dann erfolgte die neuerliche Umsetzung der Tiere in frische Nährbodenflaschen. Durch diese Vorgangsweise wurde eine Folge von diskreten Generationen mit exakt gleicher Dauer erreicht.

Die Stichproben ♂♂ der CIS- und TRANS- Linien wurden mit ++/++ ♀♀ eingekreuzt. Nachdem die ++/++ ♀♀ Eier abgelegt hatten, wurden die ♂♂ elektrophoretisch untersucht. Die Nachkommenschaft derjenigen ♂♂, die bezüglich Idh und Pgm doppelt heterozygot waren, wurde nochmals elektrophoretisch untersucht, um eine Unterscheidung zwischen cis- und trans-Doppeltheterozygoten machen zu können. (z.B.: ++/++ x F+/+S → ++/F+ u. ++/+S). Es wird dabei selbstverständlich vorausgesetzt, daß in D. melanogaster ♂♂ kein Crossing over stattfindet.

Die Stichproben- ♂♂ der Ly/D Linien wurden ebenfalls alle mit +++/+++ ♀♀ eingekreuzt. (+++/+++ x ?Ly?/?D?). Aus der Nachkommenschaft dieser Testkreuzung wurden jeweils zwei Tiere elektrophoretisch untersucht, und zwar eines, das phänotypisch Ly und eines, das D war. Die Kombination des Genotyps dieser Ly und D Tiere ließ dann einen Schluß auf den Genotyp des ♂ Elterntieres zu. (z.B.: +++/+++ x FLy+/+DS → FLy+/+++ = Ly-Phänotyp und +DS/+++ = D-Phänotyp).

III. Ergebnisse:

III.1. Vorversuche:

III.1.1. Rekombination zwischen Allelen der Idh - Pgm Loci:

Um exakte Rekombinationswerte für die verwendeten Stämme zu erhalten und die zeitliche Dimension der Versuche abschätzen zu können, war es nötig, die Rekombinationswerte zu bestimmen. Es ist nicht möglich, den genauen Rekombinationswert zweier Loci durch Subtraktion ihrer Positionswerte am Chromosom zu bestimmen. Bekanntlich ist der Rekombinationswert zweier gekoppelter Loci von verschiedenen Faktoren, wie z.B. Temperatur, Alter der Tiere, Inversionen etc. abhängig.(SCHULTZ, REDFIELD, 1951; SCHWEITZER,M.D., 1935).

Für die Kreuzungen wurden immer Tiere verwendet, die nicht älter als zwei Tage waren. Alle Rekombinationsversuche fanden bei einer Temperatur (mit einer Ausnahme) von 25°C statt.

1. Versuch: 14 EP (14 Pärchen): Anm.: EP = ein Pärchen

Stämme: w^a x bw,st und bw,st x w^a =

P F+/F+ x +S/+S und +S/+S x F+/F+

F_1 F+/+S x ++/++ (Oregon)

ergab F_2

F+/++ : 221 Tiere	(36,95 %)	
+S/++ : 215	(35,95 %)	
FS/++ : 80	(13,37 %)	
++/++ : 82	(13,71 %)	27,1 % Rekombinanten ± 3,6%
N = 598		

2. Versuch: 1 EP :

Stämme: Pz (Ponza III) x w^a =

P +S/+S x F+/F+

F_1 F+/+S x ++/++ (Oregon)

ergab F_2

F+/++ : 445 Tiere	(38,96 %)	
+S/++ : 432	(37,82 %)	
FS/++ : 118	(10,33 %)	
++/++ : 147	(12,87 %)	23,2 % Rekombinanten ± 2,4%
N =1142		

3. Versuch: Aus der F_1 des zuletzt beschriebenen Austauschversuches wurden einige Tiere abgezweigt und untereinander gekreuzt. Die daraus resultierende F_2 wurde geselbstet, bis zwei Stämme neu entstanden waren: Ein FS/FS - Stamm und ein ++/++ - Stamm, dessen Idh- und Pgm- Allele vom w^a und vom Ponza III Stamm kommen. (Die Kreuzungen zur Erzeugung dieser Stämme wird weiter unten noch genau angeführt.)*

3 EP :

P FS/FS x ++/++

F_1 FS/++ x ++/++ (Oregon)

ergab F_2 FS/++ : 340 Tiere (38,81 %)
++/++ : 378 (43,15 %)
F+/++ : 80 (9,13 %)
+S/++ : 78 (8,90 %) 18,1 % Rekombinanten ± 2,5%
N = 876

4. Versuch: Test auf Crossover bei ♂♂.

In der Literatur finden sich Arbeiten über Rekombination bei Drosophila ♂♂ . (HIRAIZUMI et al., 1971, 1973; KIDWELL u. KIDWELL, 1975; WOODRUFF u. BORTOLOZZI, 1976). Aus diesem Grunde war eine Untersuchung des w^a und des Pz III Stammes auf "male recombination" angezeigt.

25 EP (entspr. 100 Chromosomen)
w^a x Pz III =

P F+/F+ x +S/+S

F_1 ++/++ (Oregon) x F+/+S (♂ !)

ergab F_2 F+/++ : 321 Tiere (54,04 %)
++/+S : 273 (45,95 %)
N = 594 KEINE REKOMBINANTEN !

*) III.1.6. Erzeugung der benötigten Stämme.

III.1.2. Rekombination Idh - Ly/D - Pgm:

5. Versuch: Ly - Pgm

30 EP:

P +Ly+/+D+ x ++S/++S

F_1 +Ly+/++S x +++/+++

ergab F_2

Ly+/++ :	404 Tiere	(47,7 %)
+S/++ :	407	(48,1 %)
LyS/++ :	19	(2,2 %)
++/++ :	17	(2,0 %)
N =	847	

4,25 % Rekombinanten ± 1,4%

6. Versuch: D - Pgm (gleiche Versuchsanordnung wie oben)

30 EP:

P +Ly+/+D+ x ++S/++S (Pz III)

F_1 +D+/++S x +++/++

ergab F_2

D+/++ :	411 Tiere	(48,7 %)
+S/++ :	403	(47,7 %)
DS/++ :	14	(1,7 %)
++/++ :	16	(1,9 %)
N =	844	

3,55 % Rekombinanten ± 1,2%

7. Versuch: Ly - Idh

20 EP:

P +Ly+/+D+ x F++/F++ (w^a)

F_1 +Ly+/F++ x +++/+++

ergab F_2

+Ly/++ :	344 Tiere	(38,2 %)
F+/++ :	357	(39,7 %)
FLy/++ :	106	(11,8 %)
++/++ :	93	(10,3 %)
N =	900	

22,11 % Rekombinanten ± 2,7%

8. Versuch: D - Idh

20 EP:

P +Ly+/+D+ x F++/F++ (w^a)

F_1 +D+/F++ x +++/+++

ergab F_2 +D/++ : 359 Tiere (40,8%)

F+/++ : 354 (40,2%)

FD/++ : 81 (9,2%)

++/++ : 86 (9,8%) 18,98 % Rekombinanten

N = 880 ± 2,6%

Die größeren Rekombinationswerte zwischen dem Ly - Locus und den beiden jeweiligen Allozymloci waren zu erwarten. Laut LINDSLEY u. GRELL (1967) trägt das D - Chromosom eine kleine Inversion. (69D3-E1 - 70D13-D1). Diese Inversion bewirkte offenbar die kleineren Rekombinationswerte zwischen D und den Allozymloci.
Nur schwer verständlich sind die verschiedenen Ergebnisse bei den Idh-Pgm Rekombinationsversuchen.

Der Pgm-Locus wurde von 2 Autoren unabhängig voneinander lokalisiert. (TRIPPA u. SANTOLAMAZZA, 1970; HJORTH, 1970).
Idh wurde hingegen nur von einem Autor lokalisiert. (FOX,1971).
Daher wurde in einem zusätzlichen Versuch der Idh- Locus genauer untersucht.

III.1.3. Rekombination se - Idh - Pgm:

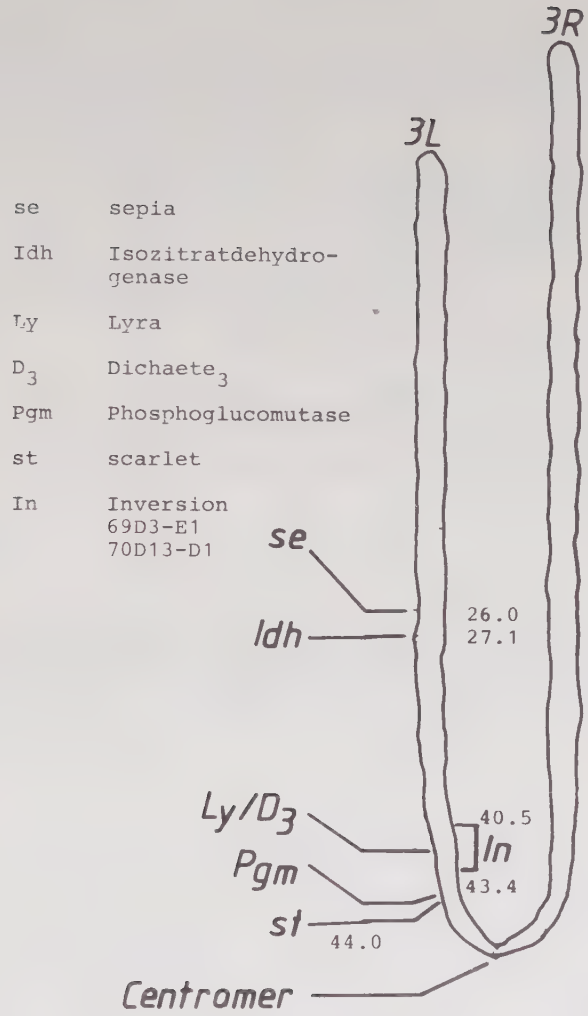
Zunächst wurden heterozygote Tiere erzeugt und rückgekreuzt:

11 EP:

P +FS/+FS x se++/se++

F_1 +FS/se++ x se++/se++

Die Hälfte der Rückkreuzungen fand nicht bei 25°C, sondern bei 18°C statt.



se	sepia
Idh	Isozitratdehydro-genase
Ly	Lyra
D_3	$Dichaete_3$
Pgm	Phosphoglucomutase
st	scarlet
In	Inversion 69D3-E1 70D13-D1

Abb.: 3
Schematische Darstellung des Chromosoms 3 von Drosophila melanogaster mit der ungefähren Lage der in der Arbeit vorkommenden Genloci. Genauere Erläuterungen im Text.

F_2 (18°C) :	Idh	se+/se+	: 149	Tier(e)
N = 300		seF/se+	: 1	
		+F/se+	: 149	
		++/++	: 1	0,67% Rekombinanten
	Pgm	se+/se+	: 110	
		seS/se+	: 40	
		+S/se+	: 113	
		++/++	: 37	25,67% Rekombinanten
F_2 (25°C) :	Idh	se+/se+	: 146	Tier(e)
N = 300		seF/se+	: 4	
		+F/se+	: 147	
		++/++	: 3	2,33% Rekombinanten
	Pgm	se+/se+	: 115	
		seS/se+	: 35	
		+S/se+	: 105	
		++/++	: 45	26,67% Rekombinanten

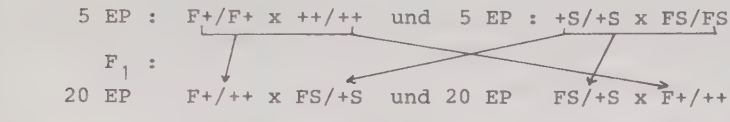
Dieses Ergebnis erhärtet nunmehr die Annahme, daß der se-Locus in unmittelbarer Nachbarschaft des Idh- Locus am III-Chromosom bei D. melanogaster liegt. Die abweichenden Rekombinationswerte bei verschiedenen Temperaturen entsprechen experimentellen Erfahrungen anderer Autoren (PLOUGH, 1921).

Die voneinander abweichenden Rekombinationswerte zwischen den Idh- und Pgm- Allozymloci im Versuch 1 und 2 haben also andere Gründe. Die in der Literatur gefundenen Werte stimmen jetzt mit unseren Werten gut überein. se: III-26,0;Idh: III-27,1;Ly: III-40,5;D: III-40,4; Pgm: III-43,4;st: III-44,0; (TRIPPA u. SANTOLAMAZZA, 1970; HJORTH, 1970; FOX, 1970; LINDSLEY a. GRELL, 1967). Siehe auch Abb.: 3

III.1.4. Verschiedene Fitness der Cis- u. Trans- Typen?

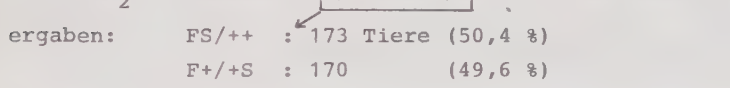
Ein Versuch sollte Klarheit darüber schaffen, ob es zwischen Cis- und Trans- Genotypen bezüglich Idh und Pgm auffallende Fitnessunterschiede gibt. Bei der Klärung die-

ser Frage wurde eine Kreuzung so angesetzt, daß in der Nachkommenschaft Cis- und Transgenotypen im Verhältnis von 1 : 1 zu erwarten waren.



ergab F_2 : FS/F+ : 215 Tiere (25,4 %)
+S/++ : 206 (24,4 %)
FS/++
u. F+/+S : 425 (50,2 %)
N = 846

Die doppelt Heterozygoten setzten sich wie folgt zusammen:



Dieses Resultat legt den Schluß nahe, daß es zwischen den Zygotenviabilitäten der Cis- und Transtypen keinen Unterschied gibt. Über Fertilitätsunterschiede bei den Adulttieren sagt dieser Versuch natürlich nichts aus.

III.1.5. Test auf verdeckten Polymorphismus:

D. melanogaster zeigt in natürlichen Populationen am Pgm- Locus einen hohen Polymorphiegrad. (TRIPPA et al. 1972, 1974). Auf der Suche nach einem verdecktem Polymorphismus* an diesem Locus entdeckte TRIPPA (et al. 1976, 1978) einen Polymorphismus am Pgm- Locus, der durch Stärkegelelektrophorese allein nicht erkennbar ist. Es handelt sich dabei um hitzeresistente und hitzesensitive Pgm- Allozyme.
Die Stämme,die in der vorliegenden Arbeit verwendet werden, wurden nach der von TRIPPA (1976) beschriebenen Weise nach verstecktem Polymorphismus untersucht. Hiebei ging die Elektrophorese wie oben beschrieben vor sich. Allerdings

* elektrophoretisch nicht aufdeckbarer Polymorphismus!

wurde nicht bloß eine Schicht aus dem Gel herausgeschnitten, sondern zwei. Eine von ihnen wurde 15 min im Wasserbad auf 60°C erhitzt und anschließend bei 37°C inkubiert. Sowohl auf dem erhitzen wie auf dem nicht erhitzten Gel zeigten sich jeweils die gleichen Färbebanden. Dieses Ergebnis heißt nun freilich nicht, daß die in der vorliegenden Arbeit ausgewiesenen 4 Enzymallele (Idh^+, Idh^F, Pgm^+, Pgm^S) auch tatsächlich nachgewiesenermaßen nur 4 Allele sind.

Durch Änderung der Untersuchungsmethode, z.B. durch Verwendung von Polyacrylamid- anstatt Stärkegelen könnte sich ein Polymorphismus aufdecken lassen, der mit Stärkegelelektrophorese nicht mehr nachweisbar ist. (SINGH, LEWONTIN et al., 1976). Obiges Ergebnis kann aber als eine Einschränkung angesehen werden.

III.1.6. Herstellung der benötigten Stämme:

Ausgehend vom w^a- und Ponza III- Stamm wurden 4 abgeleitete Stämme erzeugt, die homozygot sind am Idh- und Pgm- Locus.

1 EP: Pz III x w^a =

+S/+S x F+/F+

F_1 F+/+S x F+/+S

F_2 F+/FS x F+/FS (2 EP aus 100 angesetzten)

F_3 FS/+S x FS/FS und
FS/FS x F+/FS

F_4 FS/FS x FS/FS ⟶ Neuer Stamm $Idh^F Pgm^{S_2}$

Parallel dazu wurde ein Stamm gezogen, der bezüglich Idh- und Pgm- Loci + war (wie Oregon), dessen Allele aber vom w^a- und PzIII- Stamm kamen.

⟶ Stamm $Idh^+ Pgm^{+_2}$

(Der Index ² soll andeuten, daß es sich bei diesen neuen Stämmen um sekundäre Züchtungen handelt).

Ausgehend von den Stämmen FS/FS² und ++/++² wurde der gleiche Weg beschritten wie oben, um zu Stämmen zu gelangen, die bezügl. der Idh- und Pgm- Loci identisch sind mit dem w^a und PzIII Stamm, hingegen wesentlich ärmer, was den genetischen Hintergrund betrifft.

15 EP: FS/FS² x ++/++² u. 7 EP: ++/++² x FS/FS²

F_1: FS/++ x FS/++

F_2: F+/FS x F+/++ u. ++/+S x ++/+S

F_3: F+/F+ x F+/F+ ⟶ Stamm Idh^F/Pgm^{+}³

+S/+S x +S/+S ⟶ Stamm Idh^{+}/Pgm^{S}³

(Der Index ³ soll andeuten, daß es sich bei diesen neuen Stämmen um tertiäre Züchtungen handelt. Der Stamm F+/F+³ hat die gleichen Idh- und Pgm- Allele wie der w^a Stamm, jedoch das w^a-Allel ist nicht mehr vorhanden, und der genetische Hintergrund ist beträchtlich eingeschränkt. Ebenso ist der +S/+S³ Stamm bezüglich Idh und Pgm mit dem Ursprungsstamm PzIII identisch. Aber auch hier ist der genetische Hintergrund wesentlich ärmer.)

Komplizierter und schwieriger gestaltete sich die Aufgabe, Ly/D Stämme zu konstruieren, die das Idh^F und das Pgm^S - Allel tragen.
Prinzipiell wurde dabei der gleiche Weg beschritten, wie bei der Erzeugung der FS/FS², ++/++², F+/F+³ und +S/+S³ - Stämme.

30 EP: +Ly+/+D+ x ++S/++S

F_1: +Ly+/++S x ++S/++S u. +D+/++S x ++S/++S

F_4: +LyS/++S x +DS/++S

F_5: ⟶ Neuer Stamm +LyS/+DS

10 EP: +Ly+/+D+ x F+S/F+S²

F_1: +Ly+/F+S x F+S/F+S² u. +D+/F+S x F+S²

F_4: FLy+/F++ x FD+/F++

F_5: ⟶ Neuer Stamm FLy+/FD+

und:

F_4: FLyS/F+S x FDS/F+S

F_5: ⟶ Neuer Stamm FLyS/FDS

Auch diese neuen Ly/D Stämme waren trotz der neu "angefügten" Allele wesentlich homogener im genetischen Hintergrund, als der ursprüngliche +Ly+/+D+ - Stamm.

III.1.7. Erzeugte Stämme:

Nach oben beschriebenen Kreuzungsprozeduren standen für die eigentlichen Hauptversuche folgende Stämme zur Verfügung:

1) w^a (white apricot): $Idh^F Pgm^+$ homozygot (F+/F+)
2) PzIII (Ponza III) : $Idh^+ Pgm^S$ -"- (+S/+S)
3) FS/FS² : $Idh^F Pgm^S$ -"- (FS/FS)
4) ++/++² : $Idh^+ Pgm^+$ -"- (++/++)
5) F+/F+³ : $Idh^F Pgm^+$ -"- (F+/F+)
6) +S/+S³ : $Idh^+ Pgm^S$ -"- (+S/+S)
7) +Ly+/+D+ *) : $Idh^+ Pgm^+$ -"- $\frac{+Ly+}{+D+}$
8) FLy+/FD+ : $Idh^F Pgm^+$ -"- $\frac{FLy+}{FD+}$
9) +LyS/+DS : $Idh^+ Pgm^S$ -"- $\frac{+LyS}{+DS}$
10) FLyS/FDS : $Idh^F Pgm^S$ -"- $\frac{FLyS}{FDS}$

*) Die Idh^+ und Pgm^+ Allele der Ly/D Stämme kommen nicht von den w^a bzw. PZIII Stämmen sondern (wahrscheinlich) größtenteils vom ursprünglichen +Ly+/+D+ Stamm. Diese Ungewißheit ist eine nicht zu umgehende Fehlerquelle, auf die weiter unten noch näher eingegangen werden wird.

III.2. Hauptversuche:

III.2.1. Die CIS-und TRANS-Linien:

6 Linien wurden gestartet, deren Elterngenerationen bezüglich der Idh- und Pgm-Loci jeweils heterozygot waren. (= Größtmögliches Austauschungleichgewicht.)

Zur Erzeugung der Ausgangsgenerationen wurde dabei wie folgt vorgegangen: (Primäre)TRANS - Stämme:

Pz III x w^a (20 Paare = 80 Chromosomen)

= +S/+S x F+/F+

F_1: F+/+S
"TRANS-33"

Da in diesem Fall mit w^a ♂♂ eingekreuzt wurde, enthält die F_1 somit 33% w^a Allele. Da weiters die Idh- und Pgm- Allele zueinander in Trans-Stellung liegen, wurde die Linie TRANS-33 genannt.

Weiters:

w^a x Pz III (20 Paare = 80 Chromosomen)

= F+/F+ x +S/+S

F_1: F+/+S
"TRANS-66"

In diesem Fall enthält die F_1 66% w^a Allele. Die Idh- und Pgm- Allele liegen in diesem Falle ebenso in TRANS-Stellung zueinander. Die Linie, die mit dieser F_1 gestartet wurde, hieß TRANS-66.

(Sekundäre) CIS-Stämme:

FS/FS² x ++/++² (15 EP) u. ++/++² x FS/FS² (8 EP)

F_1: FS/++
"CIS-A; CIS-B"

Die F_1 dieser Kreuzungen war doppelt heterozygot, jedoch befanden sich die Idh- u. Pgm- Allele in CIS-Stellung zueinander. Diese F_1 wurde willkürlich getrennt und aus beiden Teilen die Linien CIS-A und CIS-B gestartet.

(Tertiäre) TRANS- Stämme:

+S/+S³ x F+/F+³ (20 EP)
F_1: F+/+S
"TRANS-A"

F+/F+³ x +S/+S³ (20 EP)
F_1: F+/+S
"TRANS-B"

Die Startgenerationen des TRANS-A und TRANS-B Stammes bestanden alle aus doppelt heterozygoten Tieren, deren Idh- und Pgm- Allele zueinander in Trans- Stellung standen. Auf den ersten Blick ist kein Unterschied zu den TRANS-33 und TRANS-66 Linien erkennbar. Dieser Unterschied liegt im wesentlich homogeneren genetischen Hintergrund der TRANS-A,B Linien im Vergleich zu den TRANS-33,66 Linien. Wenn also verschiedener genetischer Hintergrund einen Einfluß auf Genotyp-, Chromosomen- und Allelfrequenzen in einer Population hat, so müßten sich diese Frequenzen in den primären und tertiären Linien nach einigen Generationen mehr oder weniger stark unterscheiden. Das w^a- Allel ist in diesen Stämmen nicht mehr vorhanden.

Tab. 1 CIS- und TRANS- Stämme mit dem jeweiligen Startgenotyp. Die Zahl gibt die Anzahl der Tiere in der P- Generation an. Ein + bedeutet eine Stichprobenentnahme in der senkrecht angeordneten Generationsfolge, ein - bedeutet keine Stichprobenentnahme.

Gen.:	TRANS-33 F+/+S 1021	TRANS-66 F+/+S 1084	CIS-A FS/++ 344	CIS-B FS/++ 151	TRANS-A F+/+S 941	TRANS-B F+/+S 1178
1	+	+	+	+	+	+
2	+	+	+	+	+	+
3	+	+	+	+	+	+
4	+	+	+	+	+	+
6	+	+	+	+	+	+
8	+	+	+	+	+	+
10	+	+	+	+	-	-
14	+	+	-	-	+	+
15	+	+	+	+	+	+
16	+	+	+	+	+	+
17	-	-	+	+	-	-

III.2.1.1. Allelfrequenzen in den CIS- und TRANS- Linien:

Der Einfachheit halber sei in der Folge nur von den Frequenzen der Idh^F- und Pgm^S- Allele die Rede, da die Differenz auf 1 (100%) jeweils automatisch die dazugehörige Allelfrequenz der + Allele ergibt.

Eine Zusammenfassung von Allel-, Chromosomen- und Genotypfrequenzen in allen Stichproben befindet sich in Form eines Anhanges am Schluß dieser Arbeit.
In Abb. 4 sind die Frequenzen des Allels Idh^F in den aufeinanderfolgenden Generationen aufgetragen.
in Abb. 5 diejenigen des Allels Pgm^S. Die Kurven zeigen, daß die parallel angesetzten Replika-Linien nahezu gleich verlaufen. Abweichungen größeren Ausmaßes gibt es selten. Eine Überprüfung ergibt, daß die Konfidenzintervalle (95% Niveau, Binomialverteilung: KREYSZIG, 1975. Siehe auch Anhang)* derjenigen Stichprobengrößen überlappen, die stark voneinander abzuweichen scheinen.
Es erscheint daher gerechtfertigt, die parallel geführten Linien als eine Linie zusammenzufassen. (Dickere mittlere Kurve in den Diagrammen.)

Es ist sofort ersichtlich, daß in allen Linien die Frequenz v. Idh^F zunimmt. Die Zunahme ist aber insoferne verschieden, als Idh^F in den TRANS 33,66 Linien nur schwach zunimmt und sich bei einer Frequenz von ca. 60% einzupendeln scheint. In den CIS A,B Linien ist die Frequenzzunahme von Idh^F schon deutlicher, in den TRANS A,B Linien am stärksten. (79,6% bei TRANS-B in Generation 16)

Völlig unterschiedlich zum Idh- Locus verlaufen die Frequenzänderungen der Allele des Pgm- Locus. Hier ist mit guter Übereinstimmung zu erkennen, daß das Allel Pgm^S von

*) Anhang Seiten A 1 bis A 22.

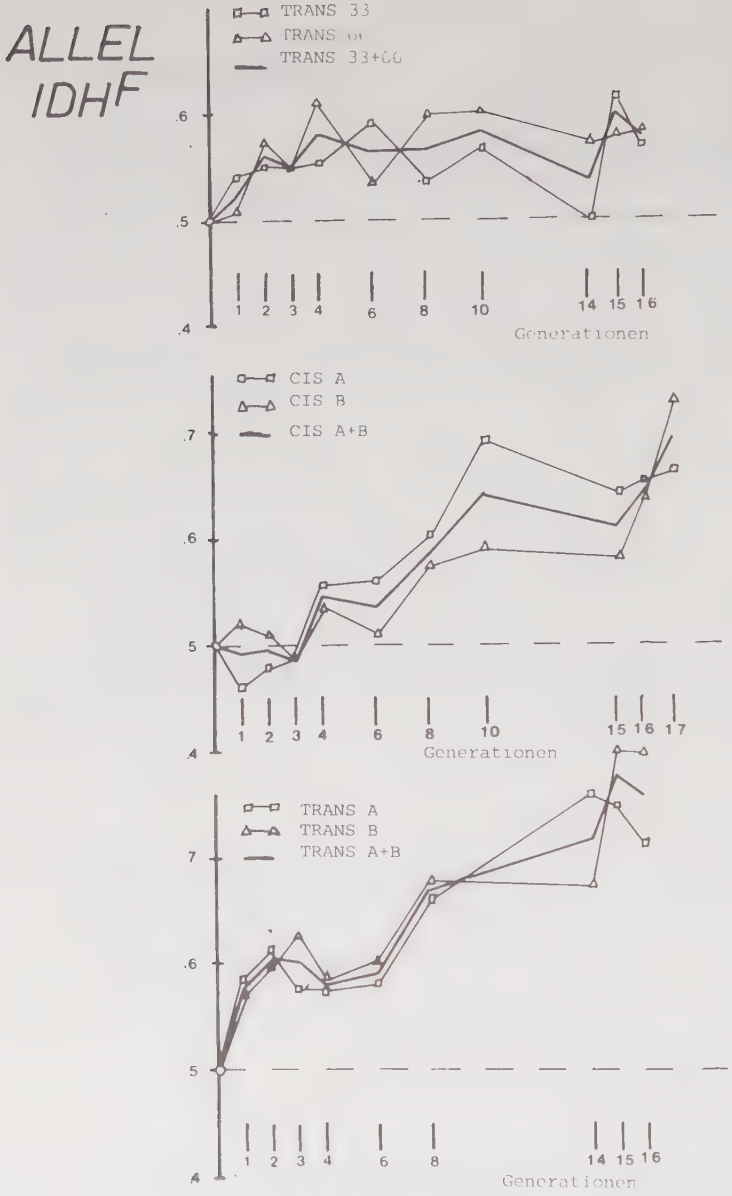


Abb.: 4
Relative Häufigkeit des Allels Idh^F der CIS-TRANS Stämme.
Abszisse: Generation, in der die Stichprobe entnommen wurde.
Zahlen im Anhang A 1 bis A 12.

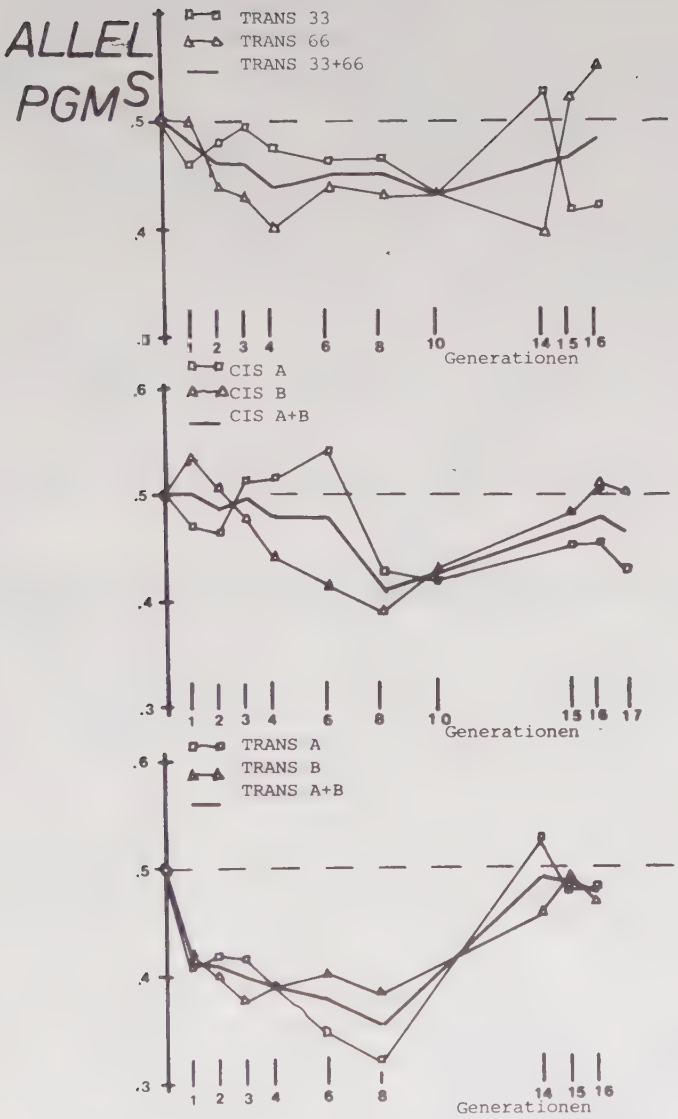


Abb.: 5
Relative Häufigkeit des Pgm^S Allels der CIS-TRANS Stämme.
Abszisse: Generation, in der die Stichprobe entnommen wurde.
Zahlen im Anhang A 1 bis A 22 .

vorerst 50% Häufigkeit in den Ausgangspopulationen abnimmt, dann aber im Bereich der 8. bis 10. Generation einen Tiefpunkt erreicht, um sodann wieder zum 50% Niveau zurückzukehren. Lediglich das Ausmaß der Frequenzabnahme ist unterschiedlich. Während die Pgm^S - Allelfrequenz bei den CIS-A,B Linien den tiefsten Wert bei 39% (CIS-B, Generation 8, siehe Anhang Seite A 12) erreicht, genauso wie in den TRANS-33,66 Linien, (TRANS-66, Generationen 4 u. 16) liegt die niedrigste Frequenz von Pgm^S in den TRANS-A,B Linien noch tiefer (TRANS-A, 31,8%, Generation 8). Die Rückkehr der Pgm^S-Frequenzen zum 50% Niveau in allen 6 Linien stellt daher den Fall zur Diskussion, ob und wie der Pgm - Locus mit einem Subvitalfaktor anfänglich gekoppelt war, und welche Auswirkungen diese Koppelung auf den Frequenzverlauf gehabt haben könnte.
Im Kapitel "Diskussion" weiter unten wird darauf noch näher eingegangen werden.

III.2.1.2. Chromosomenfrequenzen der CIS- und TRANS- Linien:

Bei einer Untersuchung von 2 (gekoppelten) Genloci interessieren neben der Erfassung der Allelfrequenzen auch diejenige der Chromosomen. Im 2 Locus - 2 Allel - Fall sind 4 verschiedene Konstellationen möglich. Im vorliegenden Fall diese: Idh^FPgm^S, Idh^FPgm^+, Idh^+Pgm^S, Idh^+Pgm^+.
Da alle Linien nur mit doppelt heterozygoten Tieren gestartet wurden, waren im Genpool der Ausgangsgenerationen nur jeweils zwei verschiedene Chromosomentypen vorhanden und zwar Idh^FPgm^S und Idh^+Pgm^+ in den CIS - Linien sowie die Chromosomen Idh^FPgm^+ und Idh^+Pgm^S in den TRANS - Linien.
Zu beachten ist dabei allerdings, daß die Chromosomen der primären TRANS-33,66 Linien ursprüngliche Chromosomen waren, d.h. direkt auf "alte" homozygote Idh^FPgm^+ und Idh^+Pgm^S-Stämme zurückzuführen sind. Die gleiche Allelkonfiguration war zu Beginn der TRANS - A,B Linien vorhanden, hier aber in Form von tertiären Rekombinationschromosomen. Es handelte sich in diesem Falle um mehrfach neukombinierte Chromosomen,

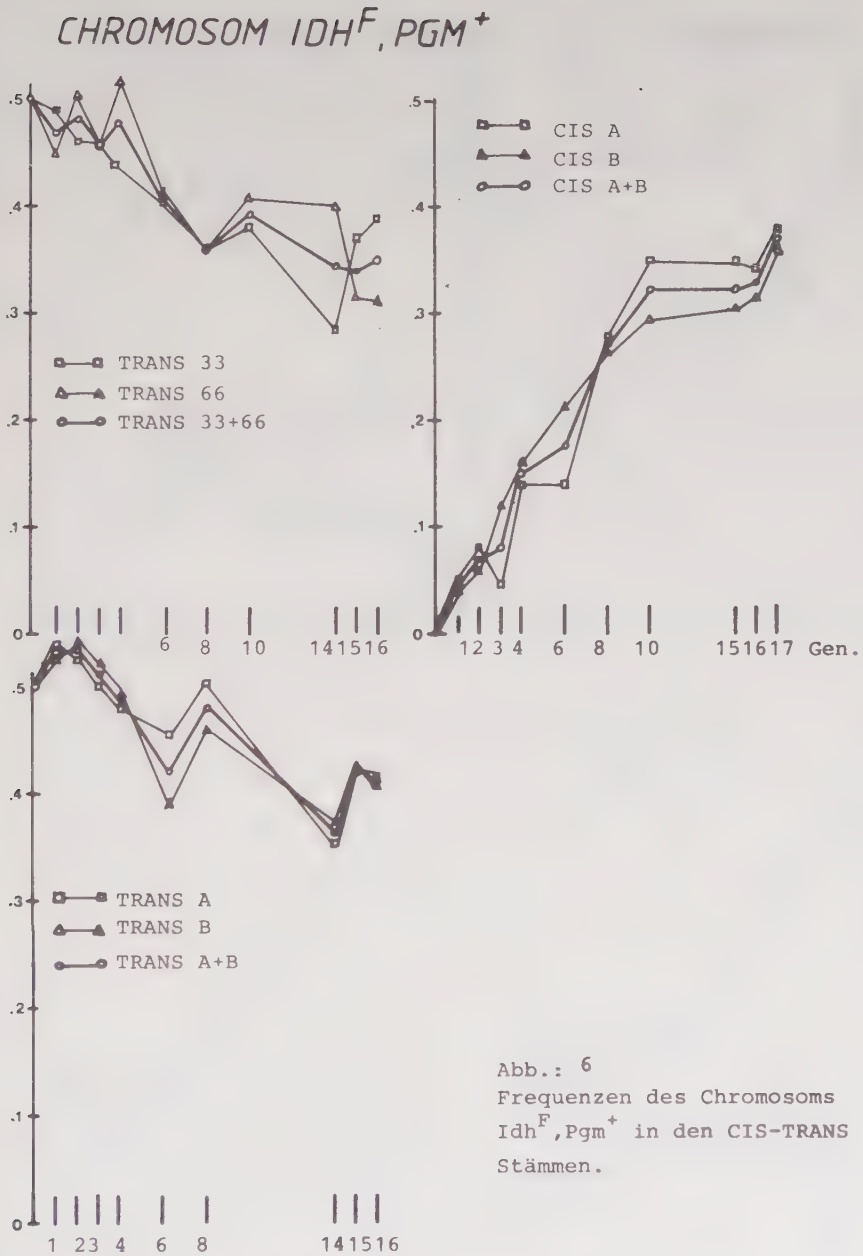


Abb.: 6
Frequenzen des Chromosoms Idh^F, Pgm^+ in den CIS-TRANS Stämmen.

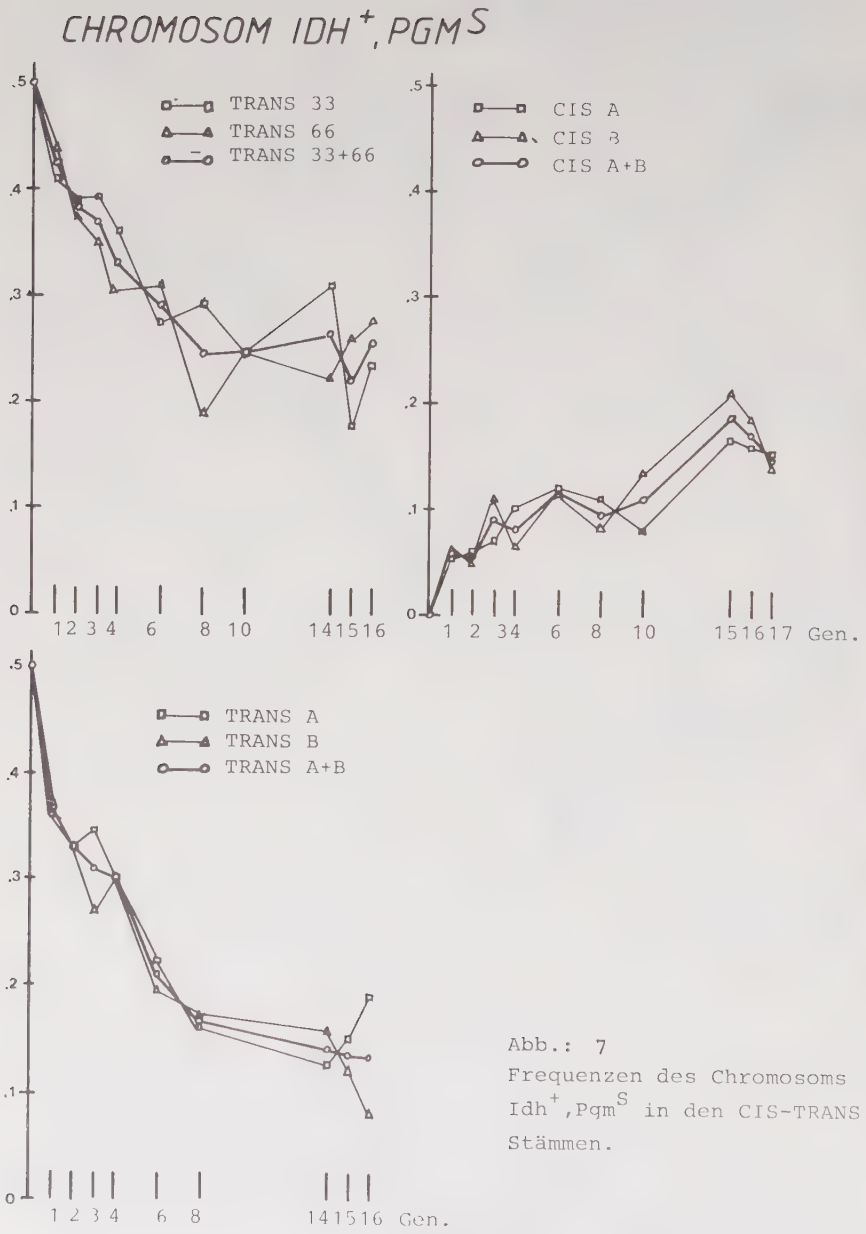


Abb.: 7
Frequenzen des Chromosoms Idh^{+}, Pgm^{S} in den CIS-TRANS Stämmen.

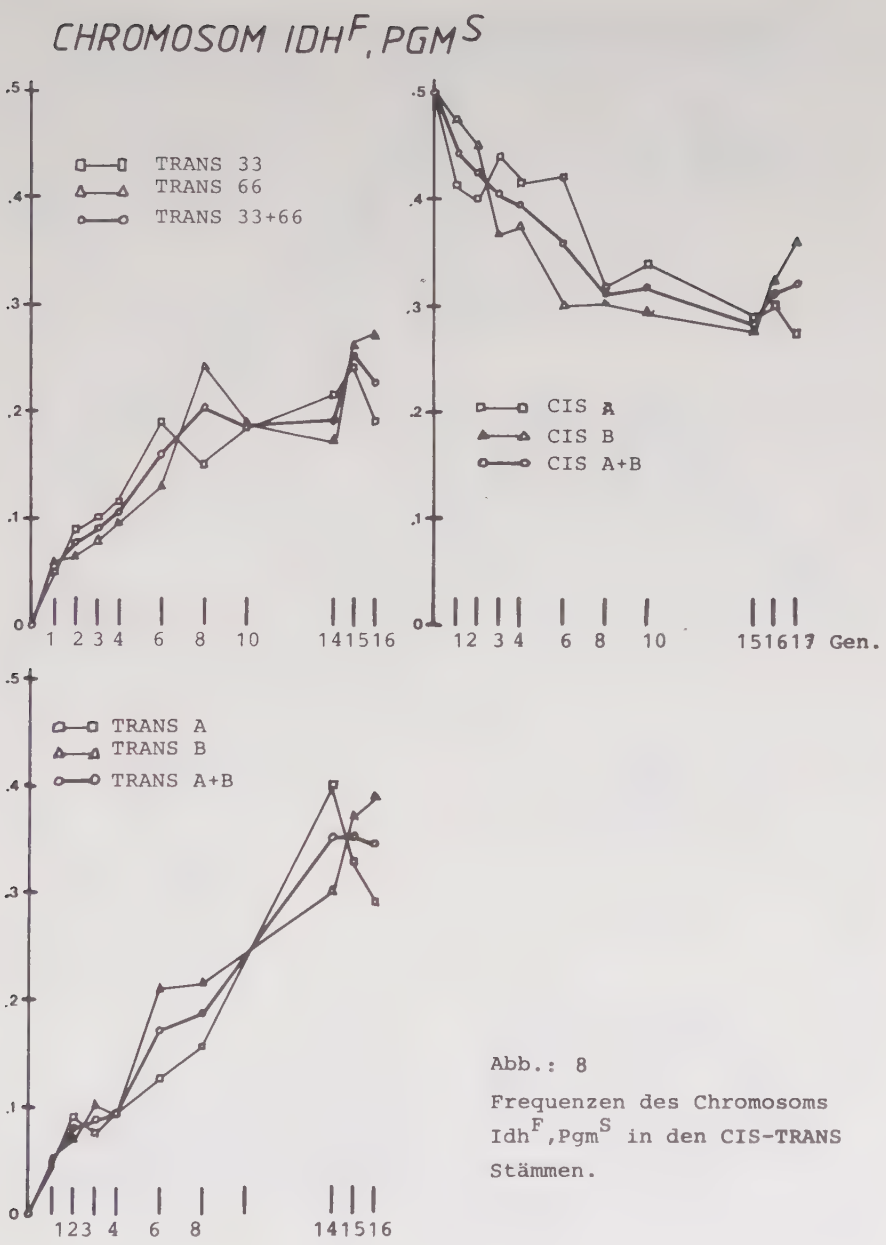


Abb.: 8

Frequenzen des Chromosoms Idh^F, Pgm^S in den CIS-TRANS Stämmen.

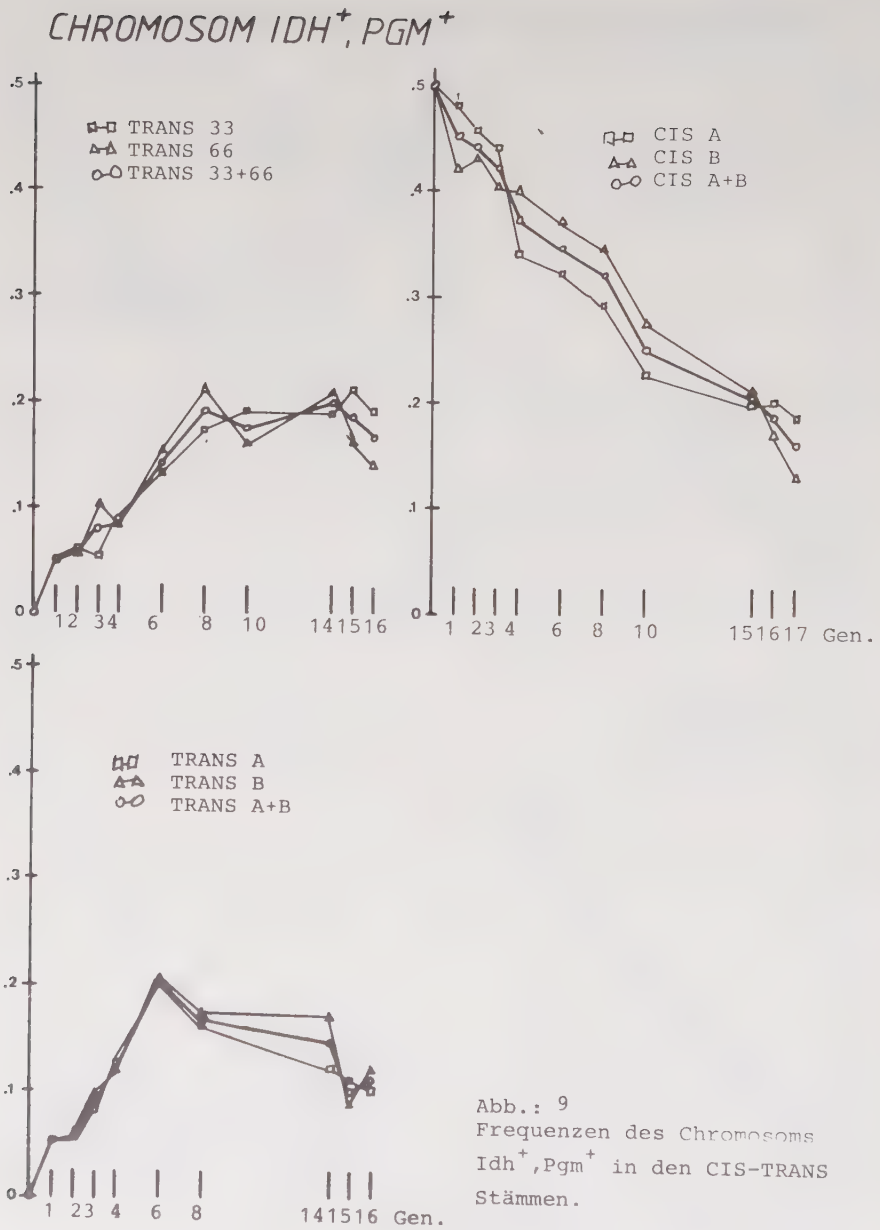


Abb.: 9
Frequenzen des Chromosoms Idh^+, Pgm^+ in den CIS-TRANS Stämmen.

die lediglich bezüglich der Idh- und Pgm- Allele noch mit den Ursprungschromosomen übereinstimmten.
Diese Gegebenheiten dürfen nicht übersehen werden, denn sie spielten möglicherweise eine Rolle für die Genpoolzusammensetzung der Generationen der untersuchten Linien.
Wie nicht anders zu erwarten war, waren die Chromosomen $Idh^{F}Pgm^{S}$ und $Idh^{F}Pgm^{+}$ selektiv bevorzugt. (Siehe Abb. 6 und Abb. 8). $Idh^{+}Pgm^{S}$ und $Idh^{+}Pgm^{+}$ waren benachteiligt, (Abb.7 und Abb.9) $Idh^{+}Pgm^{+}$ am stärksten. Bei letzterem Chromosom ist ein ähnlicher "Umkehreffekt" erkennbar wie bei den Pgm-Allelfrequenzen.

Da die Ausgangspopulationen der untersuchten CIS- und TRANS-Linien nur aus Tieren des jeweils gleichen Genotyps gestartet wurden, kann aus den Frequenzen der F_1 nochmals die Rekombinationshäufigkeit zwischen den untersuchten Loci bestimmt werden, wenn man annimmt, daß die Selektion zu keiner wesentlichen Verschiebung der Genotypenhäufigkeit geführt hat.
Es bot sich also die Möglichkeit eines Vergleiches mit den Rekombinationswerten der Vorversuche:

III.1.1. 1.Vers.: (bw,st). . . . R = 27,1 %
2.Vers.: (Pz III) . . . . . 23,2 %
3.Vers.: (FS/FS^2) . . . . . 18,1 %

aus F_1 TRANS-33 . . . . . 20,3 %
TRANS-66 . . . . . 22,6 %
CIS - A . . . . . 21,4 %
CIS - B . . . . . 21,1 %
TRANS - A . . . . . 19,8 %
TRANS - B . . . . . 20,0 %

Austausch zwischen Idh und Pgm

Unterscheiden sich die Rekombinationswerte aus den Vorversuchen noch recht beachtlich voneinander, was sehr wahrscheinlich auf die verschiedenen Herkünfte der Chromosomen zurückzuführen ist, liegen die Werte der CIS- u. TRANS- Linien höchst einheitlich im Bereich von ca. 20 %. ($\bar{R}$ = 20,8 %).

Dieser Wert liegt immer noch deutlich über dem von TRIPPA et. al. publizierten Kartenwert von ca. 16%. Da bei Drosophila melanogaster in den ♂♂ kein crossing over stattfindet, führt die Rekombination in den ♀♀ zu einer Neukombination der Allele. Der effektive Austauschwert ist in unserem Falle somit rund 10%.

III.2.1.3. Austausch - Ungleichgewicht:

Als Maßzahl für die Abweichung von einem Häufigkeitsgleichgewicht der 4 Allele wird der D-Wert oft verwendet. (LI, 1955; LEWONTIN u. KOJIMA, 1960). Es gilt dabei: $D = x_1x_4 - x_2x_3$. Im vorliegenden Fall werden die Frequenzen der Ausgangschromosomen der Linien als x_1 und x_4 angenommen, die der rekombinierten Chromosomen als x_2 und x_3. D ist immer positiv, wenn das Produkt der Frequenzen der Ausgangschromosomen größer ist, wie dasjenige der Rekombinationstypen. Bei völligem Austausch-Gleichgewicht wird D=0. Der größt(kleinst)mögliche Wert für D ist 0,25(-0,25).

Tab. 2 Gefundene D-Werte der CIS- u. TRANS- Linien. In Abb.10 sind die Werte in Form von Kurven aufgetragen.

F	TRANS-33	TRANS-66	CIS-A	CIS-B	TRANS-A	TRANS-B
1	0,1978	0,1944	0,1954	0,1965	0,1927	0,1938
2	0,1740	0,1851	0,1774	0,1912	0,1682	0,1760
3	0,1743	0,1537	0,1916	0,1350	0,1659	0,1364
4	0,1465	0,1488	0,1292	0,1396	0,1328	0,1364
6	0,0853	0,1066	0,1165	0,0857	0,0768	0,0337
8	0,0752	0,0159	0,0620	0,0841	0,0540	0,0458
10	0,0580	0,0688	0,0486	0,0411		
14	0,0491	0,0534			-0,0042	0,0068
15	0,0160	0,0402	0,0001	-0,0057	0,0289	0,0183
16	0,0577	0,0473	0,0067	-0,0014	0,0494	-0,0136
17			-0,0071	-0,0024		

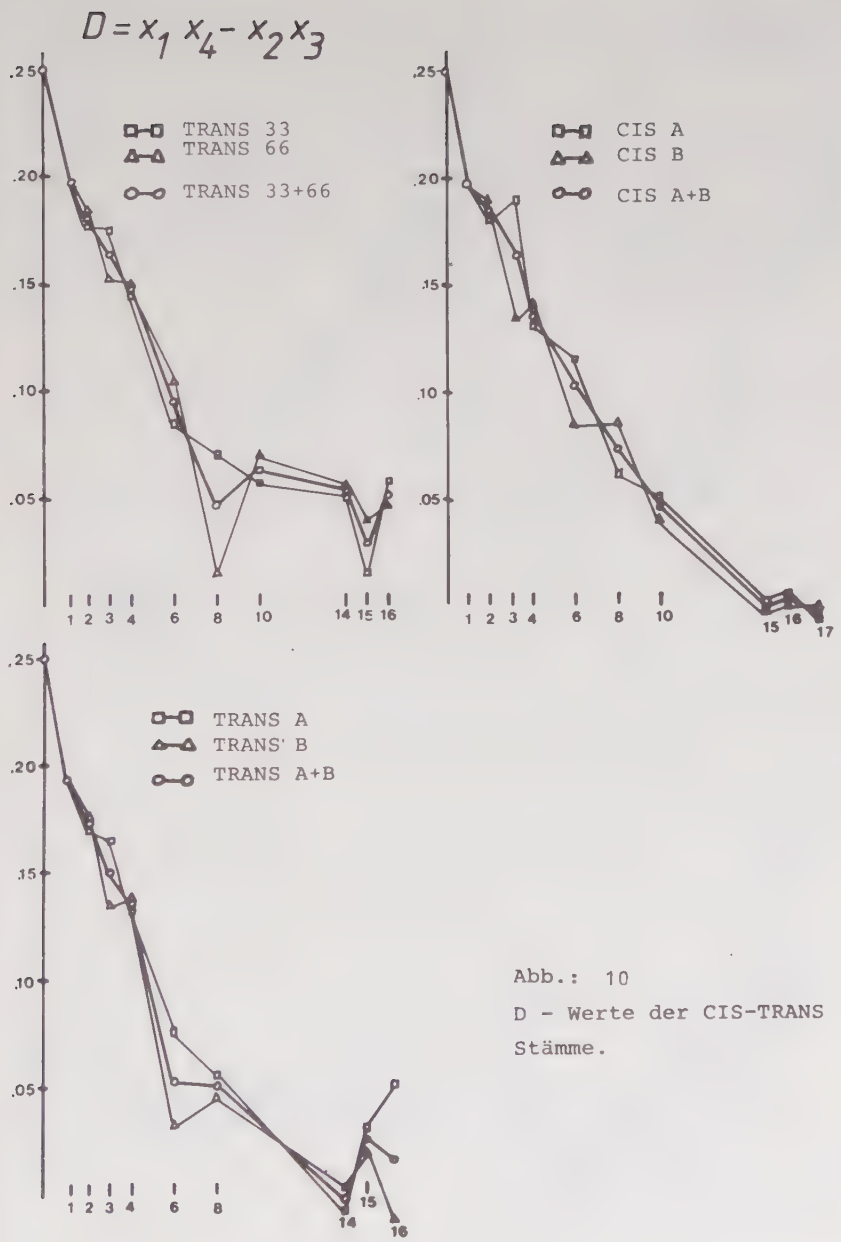


Abb.: 10
D - Werte der CIS-TRANS Stämme.

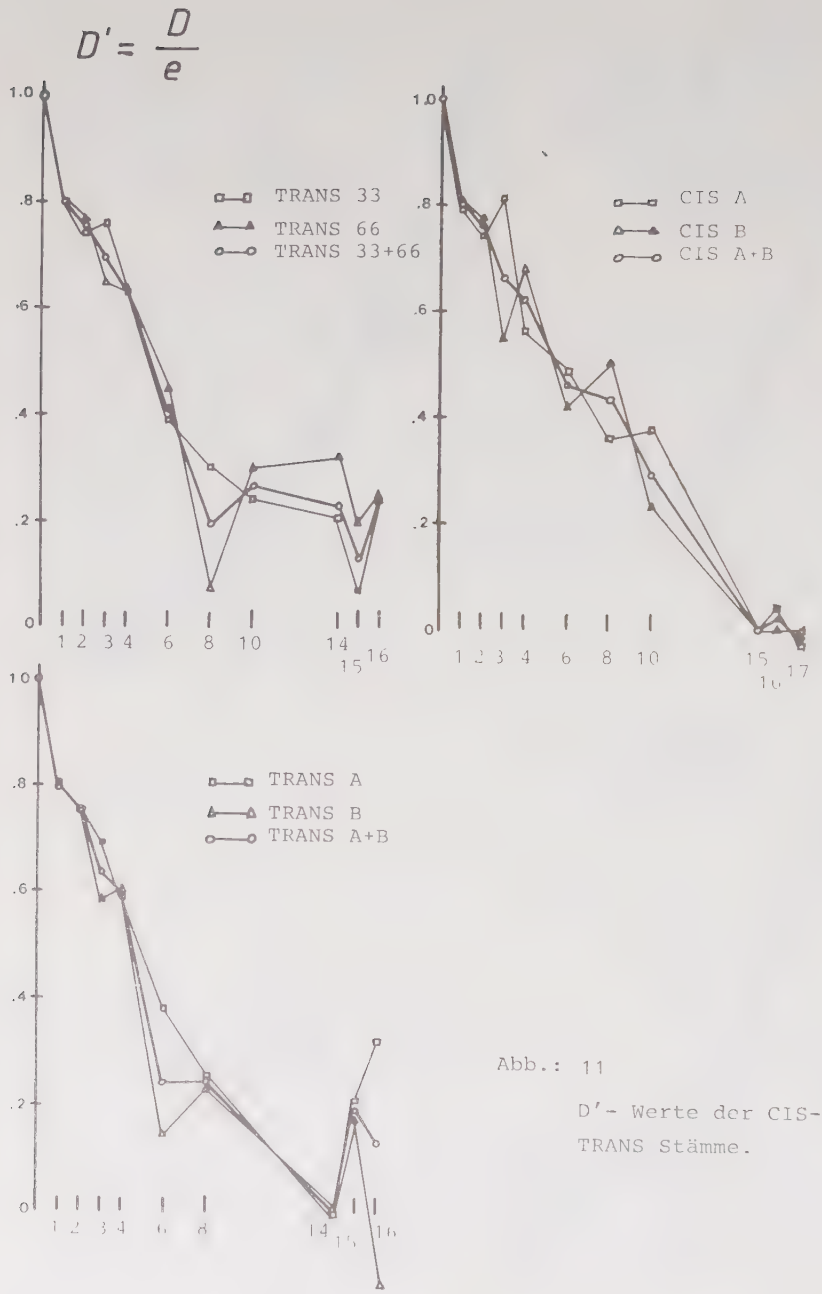


Abb.: 11

D'- Werte der CIS-TRANS Stämme.

Weil D in den jeweiligen Generationen stark von den Einzelhäufigkeiten der Chromosomen abhängig ist, werden bisweilen andere Maßzahlen errechnet. Der D'- Wert (LEWONTIN, 1964) setzt D in Relation zu einem maximalen Austausch-Ungleichgewicht. $D' = \frac{D}{D_{max}}$ oder $\frac{D}{e}$, wobei e entweder $(1-q_1)q_2$ oder $(1-q_2)q_1$ wenn D positiv ist und $(1-q_1)(1-q_2)$ oder q_1q_2 annimmt, wenn D negativ ist. In jedem Fall ist der jeweils kleinere Wert von e sinnvoll. D' wird 0, wenn ein Gleichgewicht erreicht wird. D' kann Werte zwischen +1 und -1 annehmen.

Tab.: 3 Gefundene D'-Werte der CIS- u. TRANS- Linien. In Abb.11 sind die Werte in Form von Kurven aufgetragen.

F	TRANS-33	TRANS-66	CIS-A	CIS-B	TRANS-A	TRANS-B
1	0,7982	0,7912	0,7937	0,8120	0,8063	0,7949
2	0,7436	0,7709	0,7413	0,7753	0,7479	0,7512
3	0,7665	0,6527	0,8098	0,5508	0,6933	0,5864
4	0,6309	0,6392	0,5637	0,6823	0,5892	0,6019
6	0,3906	0,4525	0,4864	0,4230	0,3825	0,1424
8	0,3021	0,0699	0,3609	0,5079	0,2560	0,2298
10	0,2384	0,3016	0,3747	0,2327		
14	0,2075	0,3223			-0,0325	0,0382
15	0,0708	0,1993	0,0006	-0,0265	0,2178	0,1760
16	0,2409	0,2513	0,0419	-0,0079	0,3265	-0,1404
17			-0,0366	-0,0177		

Die teils beachtlichen Schwankungen von D' sind u.a. darauf zurückzuführen, daß D' sehr empfindlich auf Änderungen des seltenen Chromosomentyps reagiert, wenn D klein ist. Der Vergleich mit einer theoretischen Erwartungskurve zeigt, daß die Populationen etwas rascher ins Gleichgewicht gegangen sind (vor allem die CIS-Linien) als erwartet.

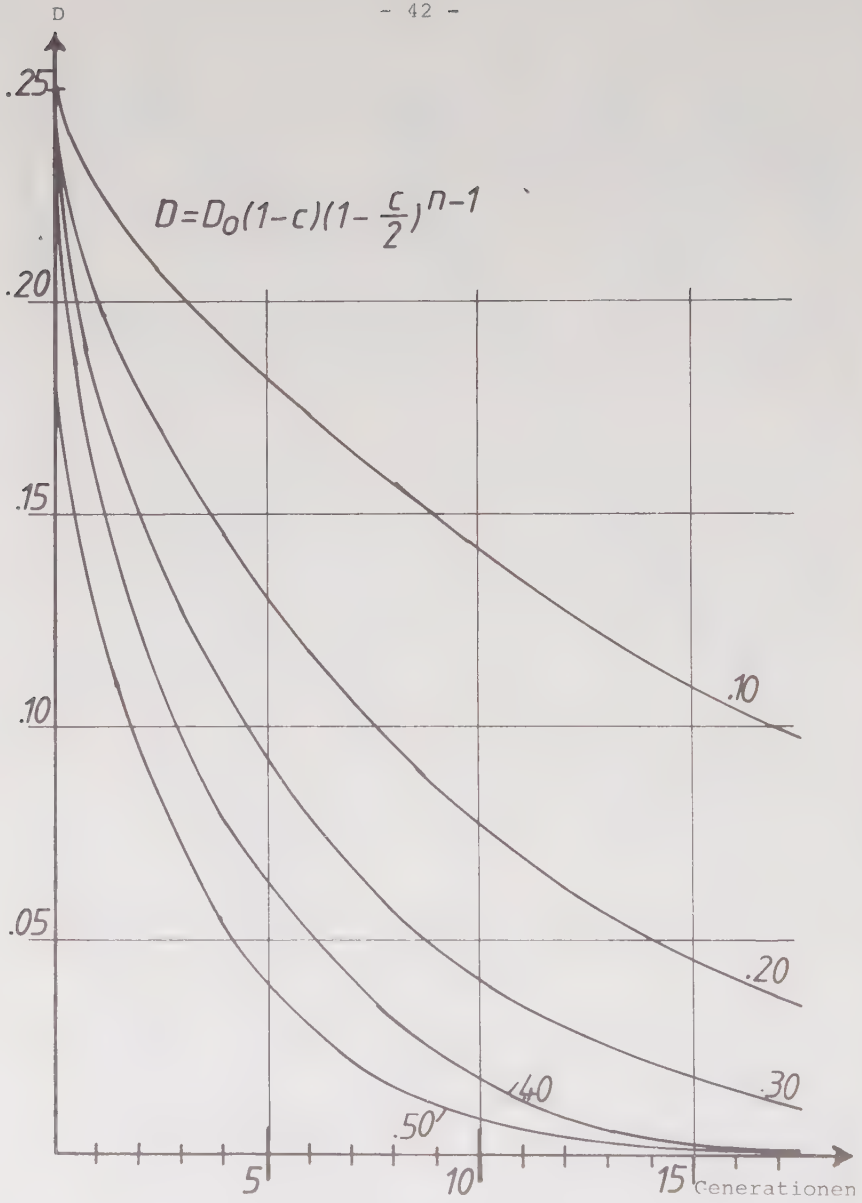


Abb.: 12 Theoretische D- Werte für verschiedene Rekombinationswerte, wenn eine Linie im maximalen Austausch-Ungleichgewicht startet.

Die Zahlen am Ende der Kurve bezeichnen den jeweiligen Rekombinationswert c.

Die Erwartungskurve von D errechnet sich normalerweise aus der Formel

$$D = D_0(1-c)^n.$$

Dabei entspricht c dem Austauschwert zwischen den beiden untersuchten Loci und D_0 dem Austausch-Ungleichgewicht in der Generation 0. (GEIRINGER, 1944; LEWONTIN u. KOJIMA, 1960). Da in Drosophila ♂♂ kein crossing over stattfindet, reduziert sich c auf c/2. Weil aber andererseits alle untersuchten Linien im völligen Austausch-Ungleichgewicht gestartet wurden, entstehen durch Rekombination in allen ♀♀ der Ausgangsgenerationen Rekombinanten mit der Häufigkeit c. ($D_1=D_0(1-c)$). In den weiteren Generationen nimmt D aber nur noch mit $D_n=D_{n-1}(1-c/2)$ ab. Somit errechnet sich das theoretisch erwartete Austausch-Ungleichgewicht für den Fall, daß $D_0=0,25$ ist, mit

$$D_n = D_0(1-c)(1-c/2)^{n-1}$$ (PFRIEM, 1975; 1978).

Die Abb. 12 zeigt die Abnahme des Austausch-Ungleichgewichtes D bei fehlender Selektion in Abhängigkeit vom Rekombinationswert c. Die Anfangspopulation befand sich dabei im größtmöglichen Austausch-Ungleichgewicht. (Multipliziert man die D-Werte mit 4, erhält man die zugehörigen Erwartungswerte für D').

Tab.: 4 Gefundene Werte von D von jeweils 2 zusammengefaßten Replika-Populationen und die Erwartungswerte. (Berechnungsformel siehe oben. (c=0,2 d.s. 20%)

F	TRANS-33+66	CIS-A+B	TRANS-A+B	D erwartet
1	0,1964	0,1969	0,1933	0,2000
2	0,1797	0,1846	0,1721	0,1800
4	0,1488	0,1348	0,1344	0,1458
6	0,0956	0,1024	0,0539	0,1181
8	0,0470	0,0738	0,0476	0,0957
10	0,0633	0,0446	-	0,0775
16	0,0522	0,0027	0,0164	0,0412

III.2.2. Die Ly/D - Linien:

4 Ly/D - Linien wurden gestartet, deren Ausgangsgenerationen bezüglich der Idh- und Pgm- Loci jeweils heterozygot waren. (D_0=0,25; D'=1,0). Bei dieser Versuchsserie wurden aber nicht wie bei den CIS- und TRANS- Linien 2 Parallellinien untersucht. Dies wegen des zu großen technischen Aufwandes, der nötig gewesen wäre.

Es wurden 4 Linien begonnen und weitergefuhrt:

FLyS/+D+ = Ly/D = "Lyra/Dichaete CIS-1" (Ly/D-CIS-1)

+Ly+/FDS = Ly/D = "Lyra/Dichaete CIS-2" (Ly/D-CIS-2)

FLy+/+DS = Ly/D = "Lyra/Dichaete TRANS-3" (Ly/D-TRANS-3)

+LyS/FD+ = Ly/D = "Lyra/Dichaete TRANS-4" (Ly/D-TRANS-4)

(Links der Genotyp der Startgeneration, rechts die Bezeichnung). Alle 4 Genotypen zeigten somit phänotypisch die Merkmale Ly u.D durch Elektrophorese wurde die Heterozygotie sowohl am Idh-, wie auch am Pgm- Locus sichtbar.

Zur Erzeugung der oben angeführten Genotypen wurde wie folgt vorgegangen:

Zunächst wurden mit den vorhandenen Stämmen (Siehe Kapitel III.1.7.: Erzeugte Stämme) Einkreuzungen vorgenommen, die phänotypische Ly und D Tiere ergaben.

6 EP* FLyS/FDS x F+S/F+S² → F_1 FLyS/F+S u. FDS/F+S (1)

7 EP* FLy+/FD+ x F++/F++³ → F_1 FLy+/F++ u. FD+/F++ (3)

14 EP* +Ly+/+D+ x +++/+++ → F_1 +Ly+/+++ u. +D+/+++ (2)

12 EP* +LyS/+DS x ++S/++S³ → F_1 +LyS/++S u. +DS/++S (4)

*) EP = 1 Pärchen Kreuzung.

Die weitere Einkreuzung der F_1 - Tiere lieferte dann in der Nachkommenschaft die Elterngeneration(en) der Ly/D - Linien.

30 EP* FLyS/F+S[1] x +D+/+++[2] ---- FLyS/+D+ = P von Ly/D CIS-1
30 EP* FDS/F+S[1] x +Ly+/+++[2] ---- +Ly+/FDS = P von Ly/D CIS-2
30 EP* FLy+/F++[3] x +DS/++S[4] ---- FLy+/+DS = P von Ly/D TRANS-3
30 EP* FD+/F++[3] x +LyS/++S[4] ---- FD+/+LyS = P von Ly/D TRANS-4

Die vier verschiedenen Ly/D- Linien wurden dann ebenfalls mit je 30 Pärchen phänotypischer Ly/D-Tiere begonnen. Zu erwähnen sei noch, daß obige Kreuzungen selbstverständlich auch phänotypische Ly-, D-, und + Tiere ergaben. Diese wurden aber der Eifachheit halber hier nicht berücksichtigt. Bereits in den ersten Folgegenerationen aller 4 Linien waren Populationsgrößen von rund 1500 Tieren erreicht. Sodann wurde so vorgegangen, wie bereits in Kapitel II.3. erläutert.

III.2.2.1. Allelfrequenzen der Ly/D - Linien:

Auch hier beziehen sich alle Angaben nur auf das Idh^F und das Pgm^S Allel. Eine Zusammenfassung von allen Allel-, Chromosomen- und Genotypfrequenzen in allen Stichproben befindet sich im Anhang am Schluß dieser Arbeit. (Anhang: Seite A 23 bis A 61).
In Abb.: 13 sind die Idh^F-Frequenzen, in Abb.: 14 die Pgm^S Frequenzen dargestellt. Es ist augenscheinlich, daß die Frequenzänderungen völlig anders verlaufen, als bei den früheren Versuchen mit den einfachen Linien. Während in diesen CIS-TRANS Linien das Idh^F-Allel einheitlich im Verlaufe der Generationen an Häufigkeit zunimmt, sinkt die Idh^F-Frequenz in den neuen Ly/D Linien deutlich ab. Diese Abnahme ist in allen vier Linien sehr einheitlich.
Gründe für dieses Abweichen sollen weiter unten diskutiert werden.

*) 30 EP: In allen Fällen wurden jeweils 15 Pärchen in beiden Kreuzungsrichtungen angesetzt. (z.B.: FLyS/F+S x +D+/+++ und +D+/+++ x FLyS/F+S).

ALLEL IDH^F

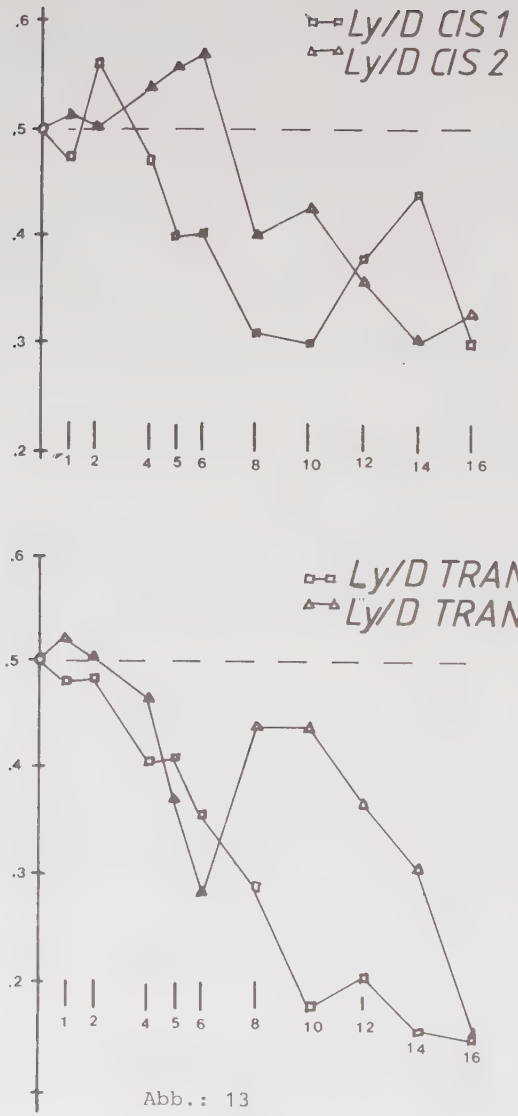


Abb.: 13

Frequenzen des Allels Idh^F in den Ly/D Stämmen.

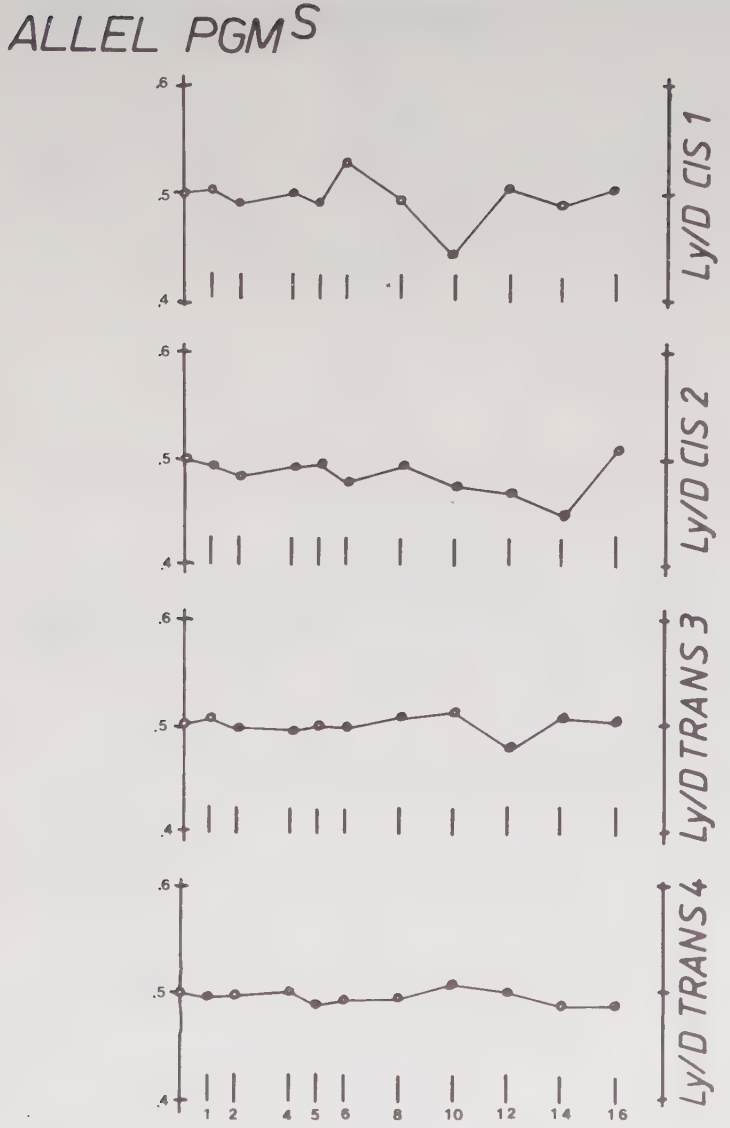


Abb.: 14 Frequenzen des Allels Pgm^S in den Ly/D Stämmen.

Die Frequenzen des Pgm^S Allels weichen auch stark von denen der einfachen CIS-TRANS Linien ab. Ist bei den CIS-TRANS Linien eine Abnahme (ab der ca. 8.Generation) mit nachfolgender Zunahme der relativen Häufigkeit zu beobachten, so ist der Polymorphismus am Pgm-Locus in den Ly/D Linien offenbar völlig stabil und ausbalanziert. Dies ist aber nicht unerwartet, wenn man bedenkt, daß der Pgm - Locus sehr nahe am Ly- bzw. D - Locus liegt. Diese enge Koppelung hat offensichtlich eine Balancewirkung über die 16 Generationen (Dauer des Versuches) beim Pgm- Locus zur Folge gehabt.

III.2.2.2 Chromosomenfrequenzen der Ly/D - Linien:

Beim 3-Locus-2-Allel- Fall gibt es 8 verschiedene Kombinationsmöglichkeiten. Im vorliegenden Fall werden die Chromosomen unter zwei Gesichtspunkten gesehen:
1) Chromosomen ohne Berücksichtigung des Ly/D Locus.
2) Chromosomen mit Berücksichtigung des Ly/D Locus, wobei die genauere Analyse der Kombination Ly/D-Pgm weniger interessant ist, da der Pgm- Locus in allen untersuchten Stichproben durch Koppelung mit dem Ly/D - Locus gut ausbalanziert ist. (Siehe auch D und D' Diagramme, Abb.25 u.26). Wird der Ly/D- Locus nicht berücksichtigt, so ist das Idh^+Pgm^+- Chromosom eindeutig selektiv bevorzugt. War dieses Chromosom in der Ausgangsgeneration mit 50% vertreten, so blieb es die 16 Generationen lang im Bereich von 40-50%. Bei einer Anfangsfrequenz von 0% (Ly/D-TRANS3,4) stieg die Frequenz rasch an und erreichte ebenfalls gegen Ende des Versuches den 40% Bereich. Am schlechtesten schnitt die Kombination Idh^FPgm^+ ab. Ein Blick auf die Chromosomen Idh^FLy und Idh^FD zeigt in allen Fällen deutlich (eine Ausnahme: Idh^FD in Ly/D CIS-2) Frequenzabnahmen und somit selektive Benachteiligung. Bei allen Ergebnissen ist eine "Hauptrichtung" im Verlaufe der 16 Generationen erkennbar. 1) Starke Selektion am Idh- Locus, und 2) Balancewirkung am Pgm- Locus durch die Nähe zum Ly/D- Locus.

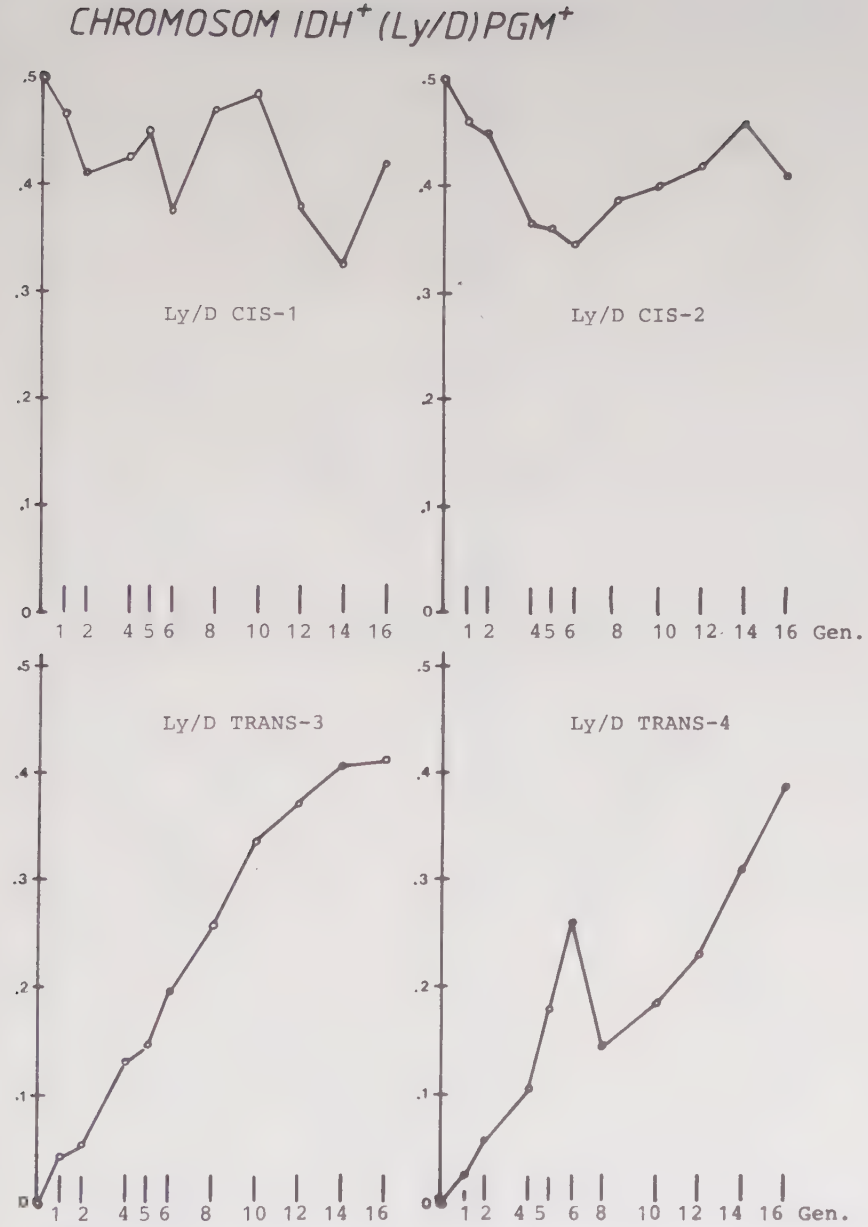


Abb.: 15
Frequenzen des Chromosoms Idh$^+$,Pgm$^+$ ohne Berücksichtigung des Ly/D Locus.

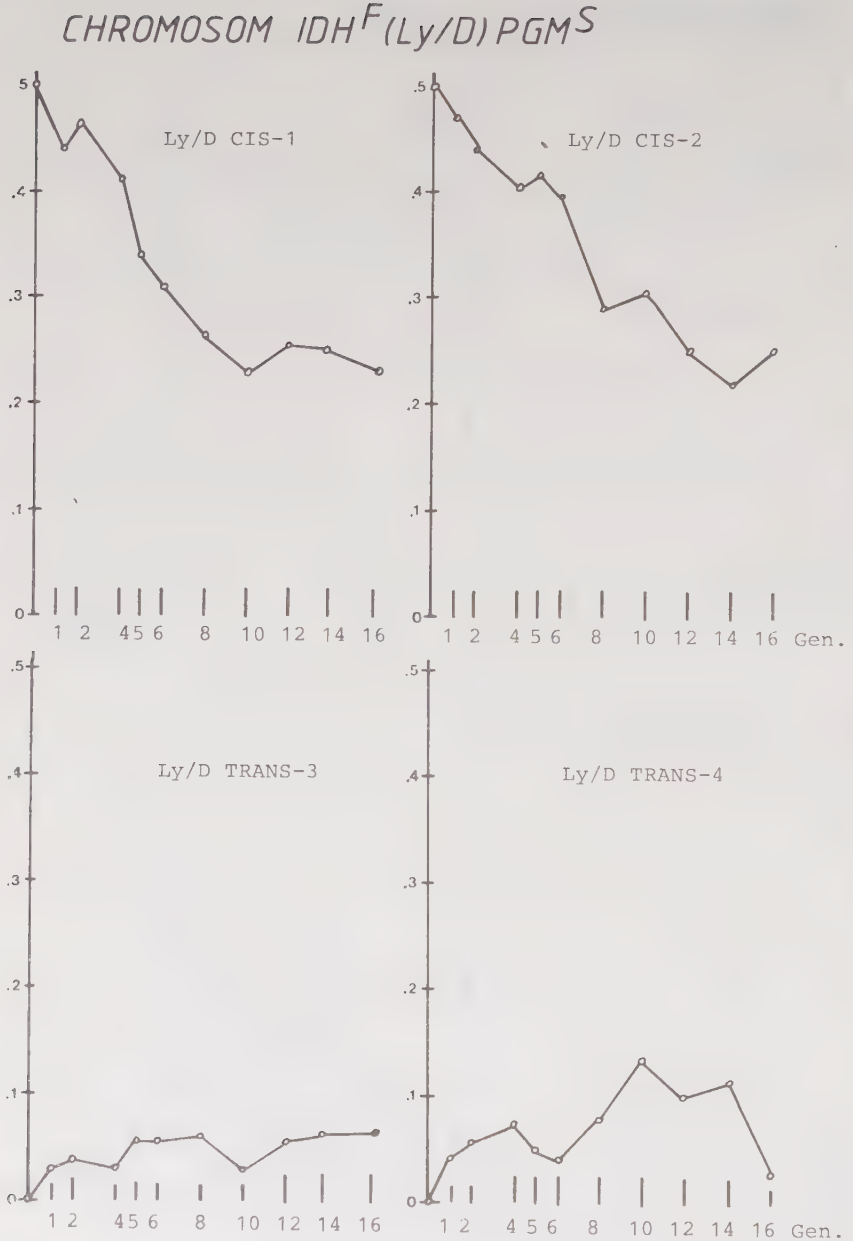


Abb: 16 Frequenzen des Chromosoms Idh^F, Pgm^S ohne Berücksichtigung des Ly/D Locus.

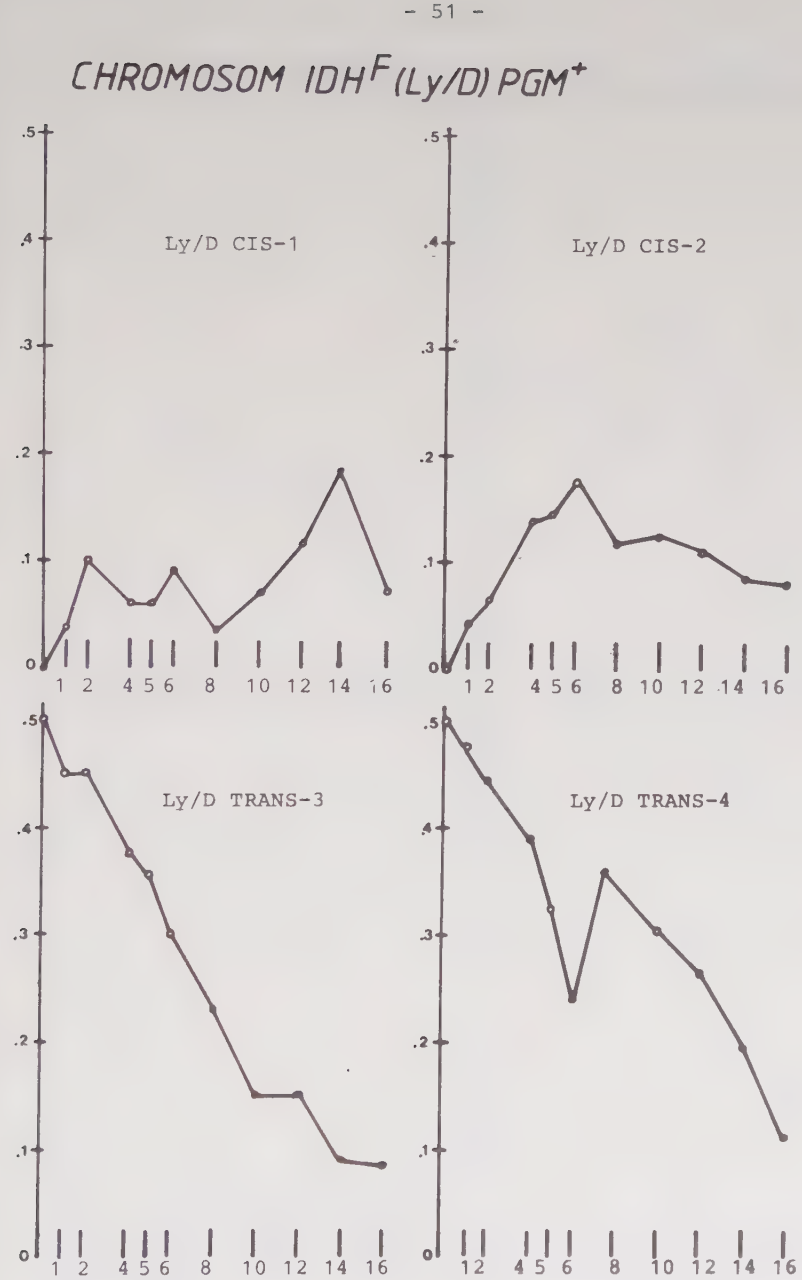


Abb.: 17
Frequenzen des Chromosoms Idh^F,Pgm$^+$ ohne Berücksichtigung des Ly/D Locus.

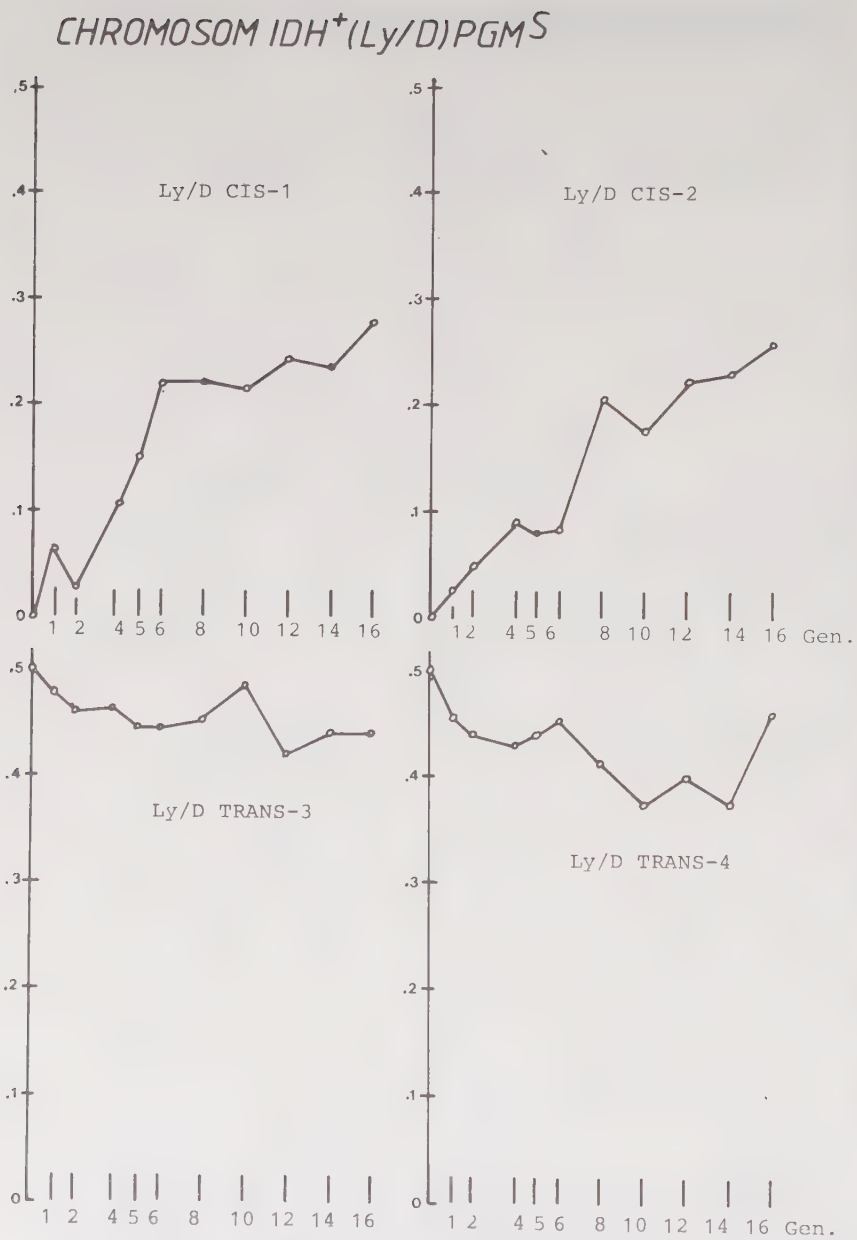


Abb.: 18
Frequenzen der Chromosomen Idh^{+}, Pgm^{S} ohne Berücksichtigung des Ly/D Locus.

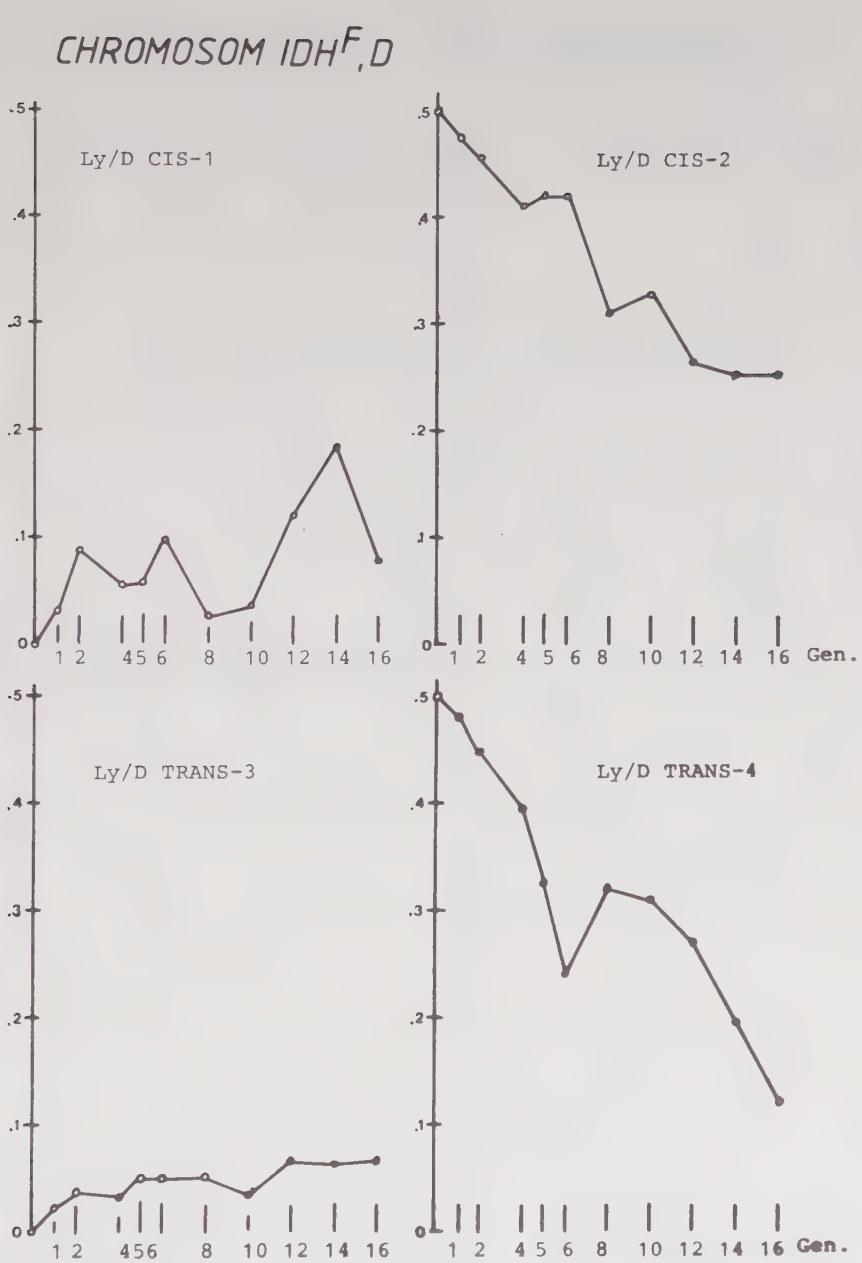


Abb.: 19
Frequenzen des Chromosoms Idh^{F},D in den Ly/D - Stämmen.

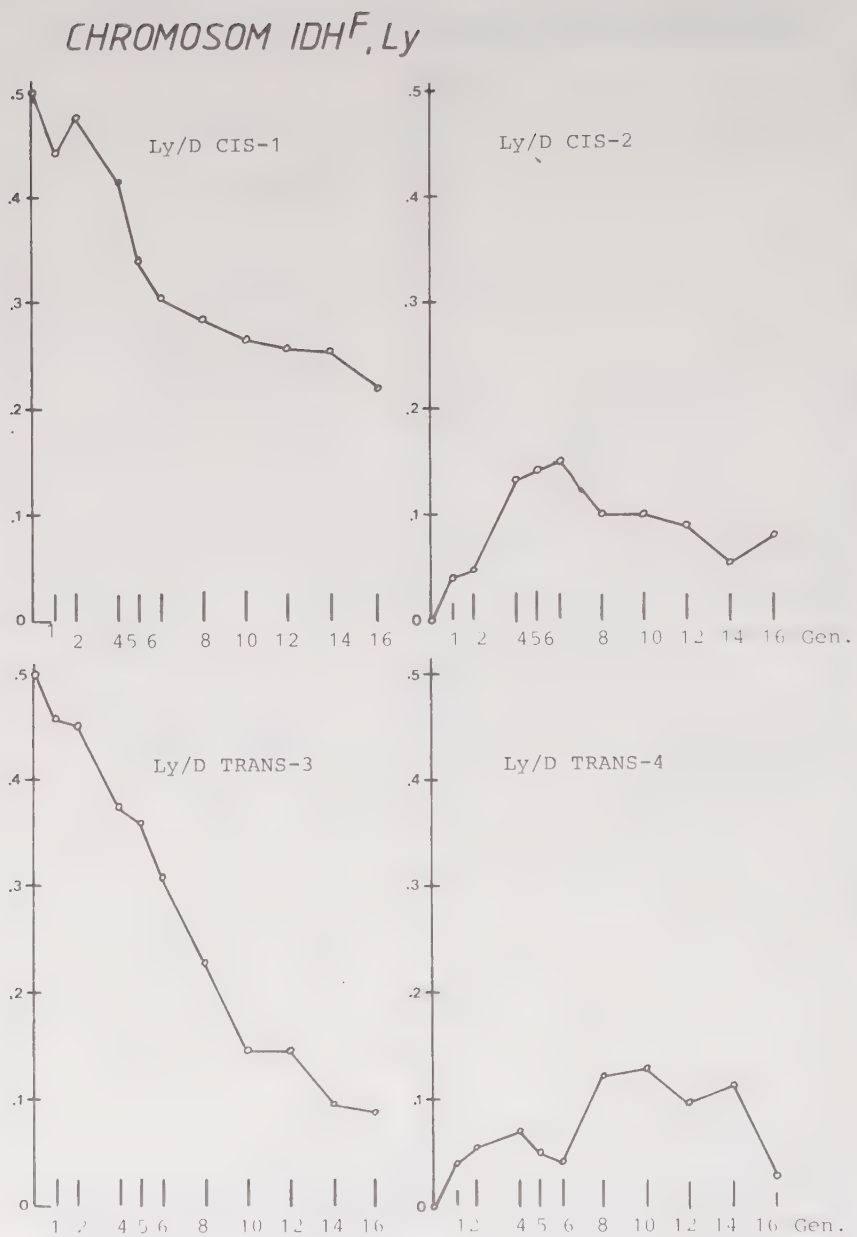


Abb.: 20
Frequenzen des Chromosoms Idh^F,Ly in den Ly/D - Stämmen.

III.2.2.3. Austausch- Ungleichgewicht in den Ly/D Linien:

D und D' sind Maßzahlen für das Austausch- Ungleichgewicht an 2 Loci. Da es sich hier aber um einen 3 Locus Fall handelt, werden die drei Loci in dreimal zwei Loci unterteilt.

1) D u. D' bezügl. Idh und Pgm;
2) D u. D' bezügl. Idh und Ly/D;
3) D u. D' bezügl. Pgm und Ly/D.

Tab.: 5 D- Werte unter Berücksichtigung der Idh- und Pgm-Loci. Der Ly/D- Locus wird außer Acht gelassen. c=0,15. In der letzten Spalte steht der erwartete Wert, der nach der Formel in Kapitel III.2.1.3. berechnet wurde.

F	Ly/D CIS-1	Ly/D CIS-2	Ly/D TRANS-3	Ly/D TRANS-4	erw.
1	0,2026	0,2151	0,2136	0,2162	0,2125
2	0,1869	0,1938	0,2050	0,1925	0,1966
4	0,1491	0,1356	0,1686	0,1586	0,1682
5	0,1450	0,1370	0,1505	0,1344	0,1556
6	0,0959	0,1229	0,1237	0,0984	0,1439
8	0,1216	0,0878	0,0884	0,1370	0,1231
10	0,0965	0,0995	0,0633	0,0897	0,1053
12	0,0710	0,0793	0,0401	0,0835	0,0901
14	0,0386	0,0841	0,0123	0,0374	0,0771
16	0,0761	0,0833	0,0122	0,0443	0,0640

Für die Berechnung der Erwartungswerte von D sind nur die Rekombinationswerte interessant, die aus den F_1 der Ly/D- Linien errechnet wurden. (Wegen der Dichaete - Inversion). Die Rekombinationswerte, die mit anderen Stämmen im Kapitel III.1.2. (Vorversuche) ermittelt wurden, dienten in erster Linie einer Orientierung hinsichtlich der zeitlichen Dimension der Versuche.)

Da alle Ly/D- Linien, so wie die CIS- und TRANS- Linien im größtmöglichen Austausch- Ungleichgewicht gestartet wurden, nämlich mit doppelt Heterozygoten, konnte aus den F_1- Tieren direkt ein Rekombinationswert ermittelt werden, der nunmehr anwendbar erscheint für die Berechnung eines theoretischen D- und D'- Wertes. Die in Tab.5 aufgelisteten D- Werte finden sich in Abb.21 in Form von Kurven. In Abb.22 wurden noch zusätzlich die D'- Werte in Form von Kurven abgebildet.

Tab.: 6 c Werte (Rekombination), die aus den Genotypfrequenzen der F_1-Tiere der Ly/D-Linien errechnet wurden.

	Ly/D CIS-1	Ly/D CIS-2	Ly/D TRANS-3	Ly/D TRANS-4
Idh-Pgm	0,190	0,140	0,145	0,135
Idh-Ly/D	0,175	0,130	0,130	0,120
Pgm-Ly/D	0,015	0,010	0,015	0,015

Die Werte in Tab. 6 stimmen einigermaßen gut übereinander. Lediglich die Ly/D CIS-1 Linie scheint abzuweichen.

Aus den obigen Ergebnissen werden daher folgende (gerundete) Rekombinationswerte für die Berechnung der Erwartungswerte von D und D' angenommen:

Idh - Pgm : c = 0,15 c/2 = 0,075 (7,5%)

Idh -Ly/D : c = 0,14 c/2 = 0,070 (7,0%)

Pgm - Ly/D : c = 0,015 c/2 = 0,0075(0,75%)

Tab.: 7 Gefundene und erwartete (letzte Spalte) Werte von D'. Berücksichtigt wurden wiederum die Idh- und Pgm- Loci, nicht aber der Ly/D- Locus. c=0,15.

F	Ly/D CIS-1	Ly/D CIS-2	Ly/D TRANS-3	Ly/D TRANS-4	erw.
1	0,8619	0,8270	0,8768	0,8964	0,8500
2	0,8607	0,8031	0,8454	0,7700	0,7862
4	0,7131	0,5966	0,8376	0,6746	0,6727
5	0,7082	0,6279	0,7367	0,7333	0,6223
6	0,5085	0,5995	0,6926	0,6989	0,5756
8	0,7765	0,4275	0,5985	0,6273	0,4925
10	0,5796	0,4432	0,6851	0,4004	0,4214
12	0,3787	0,4191	0,4034	0,4470	0,3606
14	0,1716	0,4994	0,1539	0,2436	0,3085
16	0,5131	0,5120	0,1597	0,5915	0,2640

Gründe für die oft beobachteten starken Schwankungen von D' wurden bereits auf Seite 41 erläutert.

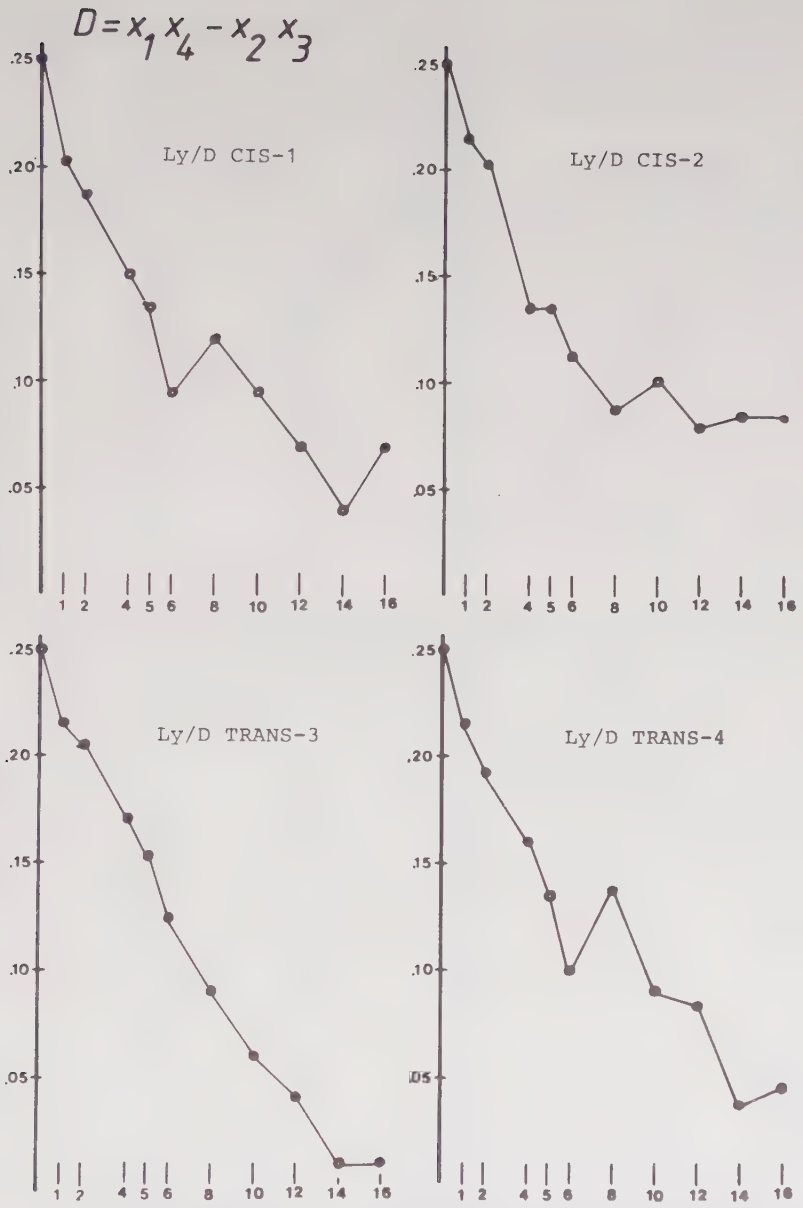


Abb.:21 D-Werte der Ly/D Stämme. Berücksichtigt wurden hier die Idh- u. Pgm- Loci NICHT aber der Ly/D Locus.

$$D' = \frac{D}{e}$$

Abb.: 22 D'-Werte der Ly/D-Stämme. Hier berücksichtigt die Idh- und Pgm- Loci, NICHT aber der Ly/D Locus.

Tab.: 8 D- Werte unter Berücksichtigung der Idh- und Ly/D- Loci. Der Pgm- Locus wird außer Acht gelassen. c=0,14. In der letzten Spalte steht der erwartete Wert. (Siehe auch Abb.23).

F	Ly/D CIS-1	Ly/D CIS-2	Ly/D TRANS-3	Ly/D TRANS-4	erw.
1	0,2063	0,2175	0,2175	0,2200	0,2150
2	0,1938	0,2038	0,2063	0,1963	0,1999
4	0,1800	0,1375	0,1706	0,1618	0,1729
5	0,1417	0,1389	0,1559	0,1375	0,1608
6	0,1049	0,1357	0,1291	0,0996	0,1496
8	0,1300	0,1054	0,0858	0,0989	0,1294
10	0,1150	0,1131	0,0558	0,0903	0,1119
12	0,0680	0,0869	0,0403	0,0870	0,0968
14	0,0343	0,0994	0,0158	0,0402	0,0837
16	0,0722	0,0865	0,0115	0,0459	0,0724

Tab.: 9 D'- Werte unter Berücksichtigung der Idh- und Ly/D- Loci. Der Pgm- Locus wird außer Acht gelassen. c=0,14. In der letzten Spalte steht der erwartete Wert. (Siehe auch Abb. 24).

F	Ly/D CIS-1	Ly/D CIS-2	Ly/D TRANS-3	Ly/D TRANS-4	erw.
1	0,8730	0,8969	0,9063	0,9167	0,8600
2	0,8851	0,8191	0,8462	0,7890	0,7998
4	0,7660	0,5999	0,8392	0,6962	0,6917
5	0,7085	0,6311	0,7631	0,7333	0,6433
6	0,5201	0,6332	0,7228	0,7014	0,5983
8	0,8387	0,5182	0,6374	0,4475	0,5175
10	0,7667	0,5278	0,6214	0,4106	0,4476
12	0,3590	0,4852	0,3879	0,4708	0,3871
14	0,1555	0,6471	0,2003	0,1699	0,3348
16	0,4813	0,5214	0,1519	0,6000	0,2896

Die D- und D'- Werte, die sich auf die eng gekoppelten Ly/D- und Pgm- Loci beziehen, ändern sich innerhalb von 16 Generati-

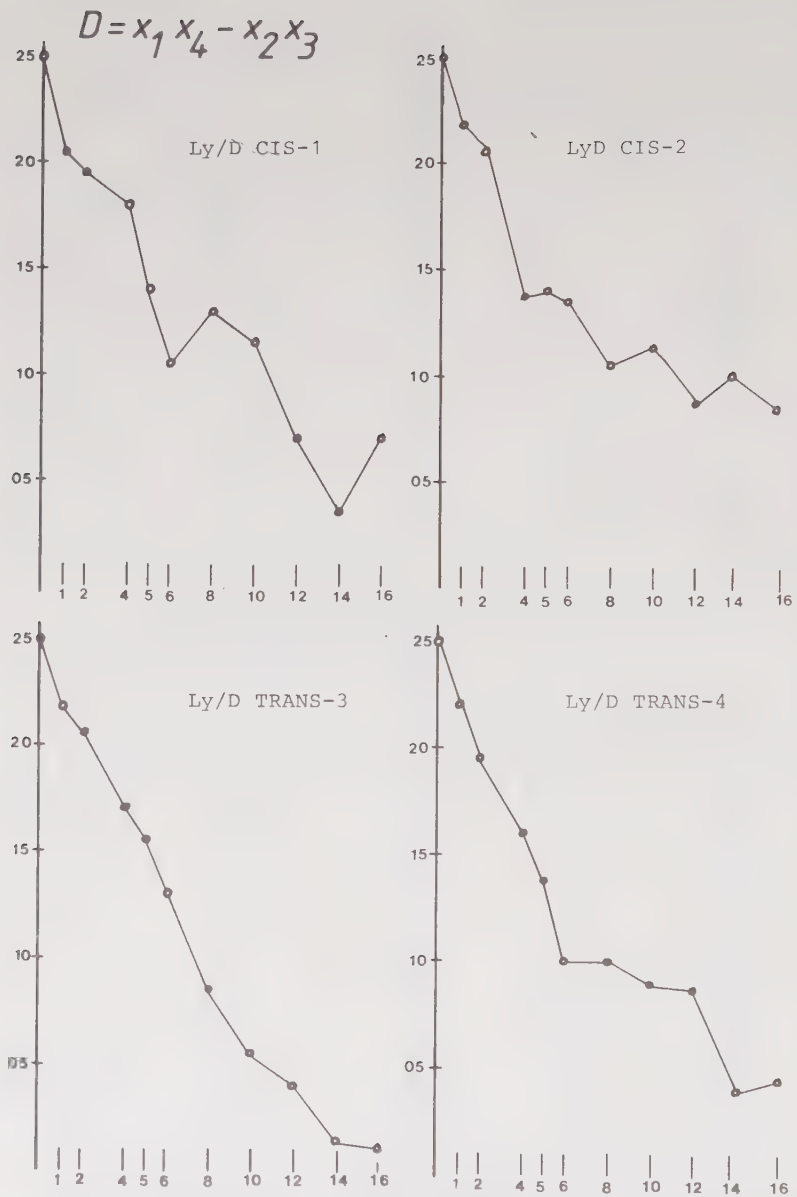


Abb.: 23 D-Werte der Ly/Stämme. Hier berücksichtigt nur der Idh- und der Ly/D- Locus.

$$D' = \frac{D}{e}$$

Abb.: 24 D'-Werte der Ly/D Stämme. Hier sind die Idh- und Ly/D- Loci berücksichtigt.

onen fast gar nicht. Der Einfluß des Ly/D- Locus auf den eng gekoppelten Pgm- Locus wird hier deutlich sichtbar. Der Polymorphismus des Pgm- Locus erscheint deutlich ausbalanciert.

Tab.: 10 D-Werte unter Berücksichtigung der Ly/D- und Pgm-Loci. Der Idh- Locus wird außer Acht gelassen. c=0,015. In der letzten Spalte steht der erwartete Wert. (Siehe auch Abb. 25.)

F	Ly/D CIS-1	Ly/D CIS-2	Ly/D TRANS-3	Ly/D TRANS-4	erw.
1	0,2463	0,2475	0,2463	0,2463	0,2463
2	0,2425	0,2400	0,2488	0,2463	0,2444
4	0,2375	0,2493	0,2430	0,2471	0,2408
5	0,2375	0,2474	0,2392	0,2459	0,2389
6	0,2299	0,2286	0,2444	0,2479	0,2372
8	0,2275	0,2329	0,2390	0,2064	0,2336
10	0,1999	0,2321	0,2330	0,2454	0,2301
12	0,2282	0,2287	0,2394	0,2364	0,2267
14	0,2353	0,2199	0,2455	0,2456	0,2233
16	0,2461	0,2350	0,2385	0,2449	0,2200

Tab.: 11 D'-Werte unter Berücksichtigung der Ly/D- und Pgm-Loci. Der Idh- Locus wird außer Acht gelassen. c=0,015. In der letzten Spalte steht der erwartete Wert. (Siehe auch Abb.: 26).

F	Ly/D CIS-1	Ly/D CIS-2	Ly/D TRANS-3	Ly/D TRANS-4	erw.
1	0,9805	1,0000	1,0000	0,9900	0,9850
2	0,9802	0,9897	1,0000	0,9900	0,9776
4	0,9604	1,0000	0,9810	1,0000	0,9630
5	0,9662	1,0000	0,9568	1,0000	0,9558
6	0,9829	0,9553	0,9780	1,0000	0,9486
8	0,9192	0,9406	0,9831	0,8353	0,9344
10	0,9756	0,9748	0,9600	1,0000	0,9209
12	0,9216	0,9699	1,0000	0,9559	0,9067
14	0,9600	0,9734	1,0000	1,0000	0,8932
16	1,0000	0,9621	0,9629	1,0000	0,8798

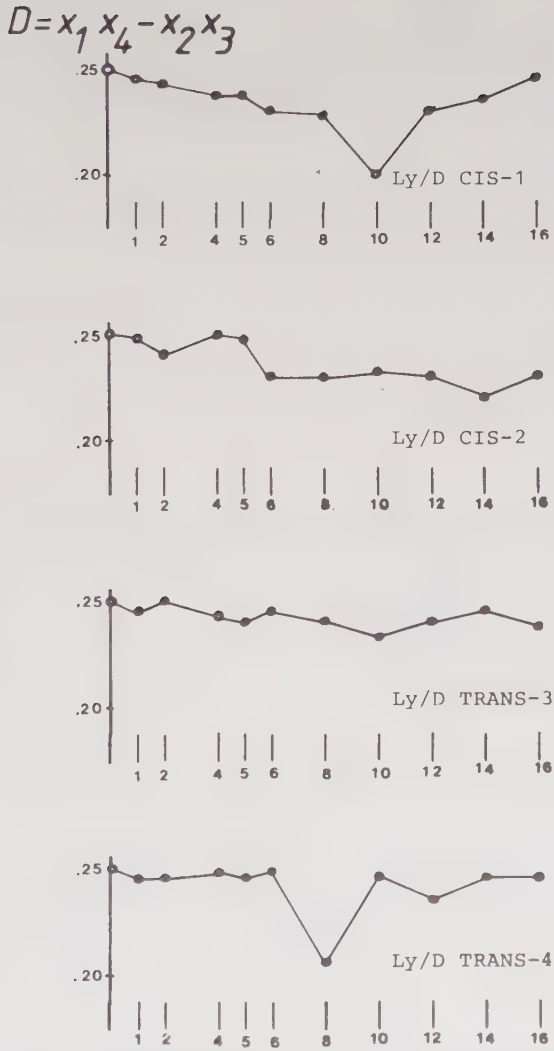


Abb.: 25 D-Werte der Ly/D Stämme. Hier wurden nur der Pgm- und der Ly/D - Locus berücksichtigt.

$$D' = \frac{D}{e}$$

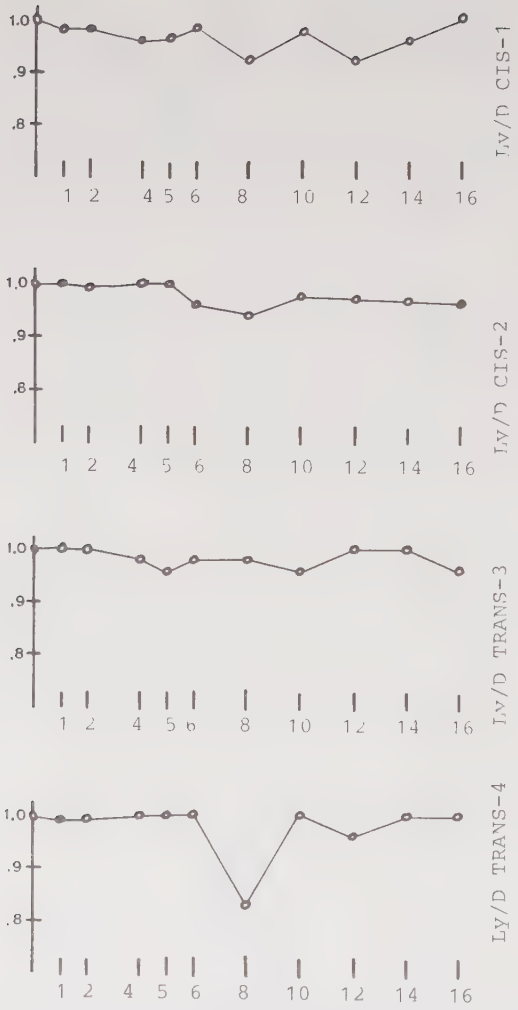


Abb.: 26 D'-Werte der Ly/D Stämme. Hier berücksichtigt der Pgm- und der Ly/D-Locus.

IV. Computermodell:

IV.1. Allgemeines:

Um ein 2 Locus - 2 Allel - Modell am Computer durchrechnen zu können, ist zu beachten, daß die doppelt Heterozygoten sowohl in cis- als auch in trans- Position vorliegen können. Auch wenn die Fitness von cis- und trans- Heterozygoten gleich sein sollte, so ist es nicht belanglos, wie häufig cis- und trans- Genotypen in einer Population vertreten sind, denn die verschiedenen Typen untereinander gekreuzt, ergeben in der F_1 verschiedene Populationszusammensetzungen. Diese unterschiedlichen Zusammensetzungen der F_1 sind es, die einen unterschiedlichen Verlauf experimenteller Populationen zur Folge haben können.
Hier ein theoretischer Fall, wenn in ♂♂ kein crossing over stattfindet:

AB/ab x AB/ab (cis- Hetrozyg.)

F_1 AB/AB*
AB/ab
AB/ab
ab/ab*
Ab/AB ┐
Ab/ab │ Rekombinanten
aB/AB │
aB/ab ┘

Ab/aB x Ab/aB (trans- Heteroz.)

F_1 Ab/Ab*
Ab/aB
aB/Ab
aB/aB*
AB/Ab ┐
AB/aB │ Rekombinanten
ab/Ab │
ab/aB ┘

Allein die Tatsache, daß die in den beiden hier gezeigten Fällen auftretende doppelt homozygote Genotypen (*) im jeweils anderen Fall fehlen, zeigt, daß künstliche Populationen, die im extremen Austausch- Ungleichgewicht gestartet werden, einen zumindest über einige Generationen verlaufenden unterschiedlichen Gang bezüglich cis- und trans- Typen nehmen müssen, selbst wenn die verschiedenen Allele der betreffenden Loci selektiv neutral sind.

Beim 2 Locus - 2 Allel - Fall sind 9 bzw. 10 verschiedene Genotypen möglich, je nachdem, ob man die Loci, oder die Chromosomen betrachtet:

9 Möglichkeiten:

	AA	Aa	aa
BB	AA	Aa	aa
	BB	BB	BB
Bb	AA	Aa*	aa
	Bb	Bb	Bb
bb	AA	Aa	aa
	bb	bb	bb

Keine Unterscheidung zwischen cis- und trans- Genotypen (*).

10 Möglichkeiten

AB	Ab	aB	ab	
AB	Ab	aB	ab*	AB
AB	AB	AB	AB	
	Ab	aB*	ab	Ab
	Ab	Ab	Ab	
		aB	ab	aB
		aB	aB	
			ab	ab
			ab	

Unterscheidung zwischen cis- und trans- Heterozygoten (*).

Für das Computermodell wurde der zweite Fall berücksichtigt. Die Fitness zwischen doppelt Heterozygoten (cis- und trans-) sollte verschieden sein können.

Weiters wurde angenommen, daß es zwei Hauptkomponenten relativer Fitness geben sollte. Eine Fitness der Adulttiere, also die relative Chance, den eigenen Genotyp an der genotypischen Zusammensetzung der Folgegeneration teilhaben zu lassen. Diese Fortpflanzungsfitness, die in den Rechner als ein Wert einzugeben ist, hat wiederum verschiedene Komponenten. Die Fortpflanzungsfitnesswerte werden in der Folge vereinfachend als FERTILITÄT bezeichnet. Eine prinzipiell andere Form der Fitness wäre diejenige der Überlebenschance der Zygote, ein fertiles Adulttier zu werden. Auch in diesem Falle wird eine starke Vereinfachung vorgenommen, verschiedene Komponenten werden in einem Wert subsummiert und als VIABILITÄT bezeichnet. Die Rekombination der gekoppelten (oder ungekoppelten) Gene findet dann zwischen dem Wirken der Fertilität und dem der Viabilität statt.

Eine relative Fitness der Chromosomen wurde nicht mehr berücksichtigt. Es wurde also angenommen, daß alle Gameten gleiche Chance haben sollten, in die F_1 weitergegeben zu werden. Weiters mußte das Computermodell so gestaltet werden, daß der Start der Laborpopulationen im extremen Austausch-Ungleichgewicht (D=0,25; D'=1) richtig berücksichtigt wurde. Dies hat nämlich bei Drosophila zur Folge, daß sich die Zusammensetzung der F_1 nicht einfach dadurch errechnet,

daß als Rekombinationswert c/2 (kein crossing over in ♂♂) angenommen werden muß. (Genaue Erläuterung siehe im Kapitel III.2.1.3. S.38f).
Weiters mußte berücksichtigt werden, daß, wenn eine Population im extremen Austausch- Ungleichgewicht startet und in ♂♂ kein crossing over stattfindet, in der F_1 noch nicht alle 10 möglichen Genotypen auftreten können !
Somit mußte eine Splittung des c- Wertes in ein ♀-c und ein ♂-c (bei Drosophila: $c_{♂} = \emptyset$) vorgenommen werden. Hier wird übrigens ersichtlich, warum in den Vorversuchen ein Test auf male recombination vorgenommen wurde.
Beispiel: AB/ab x AB/ab (Population startet in D=0,25)

F_1 AB/AB; AB/ab; ab/AB; ab/ab;
Ab/AB; Ab/ab; aB/AB; aB/ab; F_1 Rekombinanten
Ab/Ab; aB/aB; Ab/aB; erst in F_2 möglich !

Vorteilhaft für die Modellsituation ist, daß die Experimentalpopulationen nicht wie sonst häufig in der Drosophila-Genetik üblich, in Kästen gehalten, sondern in Flaschen, die nach exakten Zeiten umgesetzt wurden, so daß diskrete Generationen vorlagen. Abb.27 zeigt das Flußdiagramm zur Simulation des Modells am Computer.

Folgende Bedingungen wurden somit in Rechnung gestellt:
1.) Frequenz der Genotypen der P-Generation.
2.) Rekombinationswert c der ♀♀.
Rekombinationswert c̄ der ♂♂.
3.) Relative Fitness der Adulttiere (Fortpflanzungsfitness). Vereinfachend als "Fertilität" bezeichnet.
4.) Relative Fitness der Zygoten (Überlebensfitness). Vereinfachend als "Viabilität" bezeichnet.
5.) Diskrete Generationen.

IV.2. Grenzen und Fehler:

Wie in der Einleitung bereits erwähnt wurde, gibt es eine Vielzahl von theoretischen populationsgenetischen Modellen in der Literatur. Außer bei Ein - Locus Modellen und Zwei -

Locus Fällen mit Symmetrie (so z.B. KIMURA 1971) kann es keine expliziten Lösungen geben. Obwohl leistungsstarke und schnelle Computer zur Verfügung stehen, stellen sich für die Lösungssuche von populationsgenetischen Modellen Schwierigkeiten in den Weg, von denen hier nur einige genannt werden sollen:

1.) Die Anwendung eines 2 Locus Modells kann nicht richtig sein, da es genauso, wie das Ein - Locus Modell eine Vereinfachung darstellt.

2.) Es ist keine Antwort auf die Frage möglich, ob eine multiplikative oder additive Fitnesswirkung vorliegt.

3.) Bei experimentellen Untersuchungen sind Stichproben nur in begrenzten Größenzahlen möglich. Die statistische Abweichung vom gefundenen Ergebnis ist dann zumeist so groß, daß für ein Modell mehrere Lösungen existieren müssen. Lösungen sind - soferne es sie überhaupt gibt - nur mit einer gewissen Unschärfe realisierbar.

4.) Es kann für ein und die selbe Situation mehrere Lösungen geben.

5.) Wird ein Computerprogramm erstellt, das experimentell ermittelte Daten mit aus dem Modell errechneten Ergebnissen vergleicht, so sind zumeist so viele Iterationen nötig, so daß die Zeit zum begrenzenden Faktor wird.

IV.3. Das Programm :

2 Programme, die sich in ihrem Aufbau etwas unterscheiden, wurden erstellt. Als theoretischer Unterbau dienten die in Punkt IV.1. gemachten Überlegungen. Das Programm (Flußdiagramm Abb. 27) fragt Genotypfrequenzen der P- Generation, Fertilitäten, Viabilitäten, Rekombinationswerte für Männchen und Weibchen und Zahl der gewünschten ausgedruckten Generationen ab. Danach druckte der Rechner Genotypfrequenzen, p,q, (von jedem Locus), Chromosomenfrequenzen, D und D' der gewünschten Generationen aus. Das Nebenprogramm diente zum Vergleich von errechneten und gefundenen Werten.

Hier nun ergaben sich die Probleme hinsichtlich der

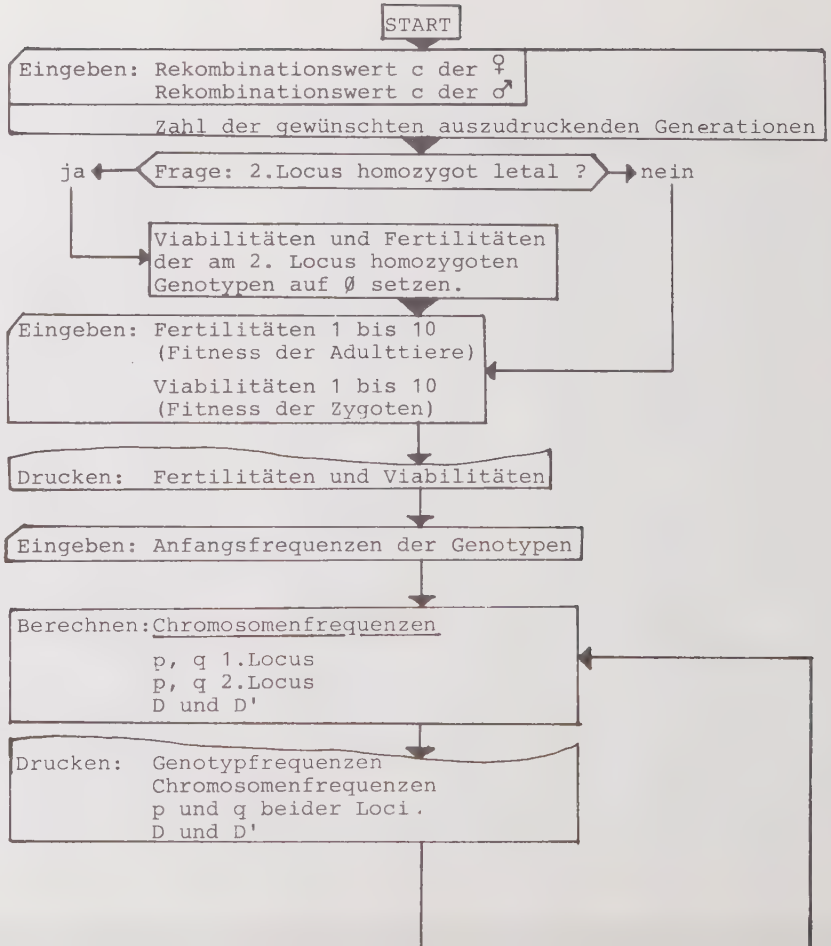
Rechenzeit. Beim 2 Locus - 2 Allel Modell gibt es 10 verschiedene Genotypen, wenn die doppelt Heterozygoten als CIS- und TRANS- Typen unterschieden werden. Im speziellen Fall der vorliegenden Arbeit somit:

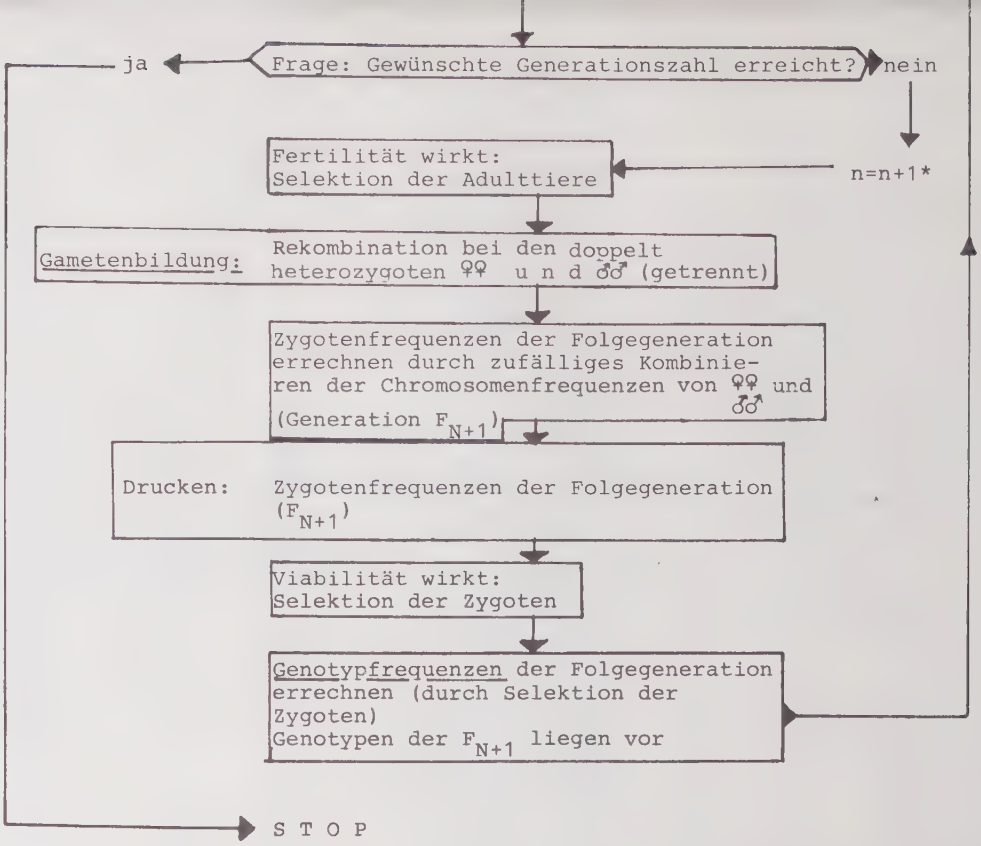
1) FS/FS 2) ++/++ 3) F+/F+ 4) +S/+S 5) FS/++
6) F+/+S 7) F+/FS 8) F+/++ 9) FS/+S 10) ++/+S

Teilt man nun jedem dieser Genotypen 2 verschiedene unabhängige Fitnesswerte zu, nämlich die bereits besprochene "Fertilität" und "Viabilität", und nimmt man weiter an, daß die Fitnesswerte Größenordnungen von 0; 0,1 0,2 ... 0,9; 1,0 annehmen können, so ergeben sich rechnerisch 11^{20} Kombinationsmöglichkeiten. ($11^{20} = 6{,}73 \times 10^{20}$). In der vorliegenden Arbeit werden 16 aufeinanderfolgende Generationen untersucht. Um nun 16 Generationen durchzurechnen und dann das gefundene (experimentell ermittelte) Ergebnis mit dem errechneten zu vergleichen, benötigte der Computer ca. 5,5 Sekunden. Für die Überprüfung aller Kombinationsmöglichkeiten würde ein Computer heutiger Bauart somit $3{,}7 \times 10^{21}$ Sekunden, das sind nicht weniger als $1{,}17 \times 10^{14}$ Jahre, benötigen. Auch die Verwendung nur eines Fitnesswertes, bzw. die Berechnung einer zusammenfassenden "Nettofitness" geht in die Dimension sehr großer Zeiträume. (11^{10} Möglichkeiten = $2{,}59 \times 10^{10}$) - die Rechenzeit betrüge hierfür 4523,6 Jahre.

Da natürlich nicht alle Kombinationen relativer Fitnesswerte und ihre rechnerische Überprüfung sinnvoll sind, wurde nach einem Ausweg gesucht. Dieser kann darin liegen, Sonderfälle zu untersuchen, in denen die Fitnesswerte einiger Genotypen konstant sind. Eine Möglichkeit wurde ja in der vorliegenden Arbeit untersucht. Es liegen Populationen vor, die

1.) in der Ausgangsgeneration doppelt heterozygot sind für die zu untersuchenden (2) Loci und
2.) als Marker einen bzw. zwei Letalfaktoren tragen. Die homozygot Letalität bewirkenden Gene schränken die Zahl der möglichen Genotypen drastisch ein. (Sie Kapitel I.2. S. 6f). Im vorliegenden Fall wurde ein Ly/D Stamm verwendet. Er beschränkt durch die balanzierte Ly/D Kombination die im 2 Locus 2 Allel Fall möglichen 10 verschiedenen Genotypen auf nur 4.


START
Eingeben: Rekombinationswert c der ♀
Rekombinationswert c der ♂
Zahl der gewünschten auszudruckenden Generationen
ja
Frage: 2.Locus homozygot letal ?
nein
Viabilitäten und Fertilitäten der am 2. Locus homozygoten Genotypen auf Ø setzen.
Eingeben: Fertilitäten 1 bis 10 (Fitness der Adulttiere)
Viabilitäten 1 bis 10 (Fitness der Zygoten)
Drucken: Fertilitäten und Viabilitäten
Eingeben: Anfangsfrequenzen der Genotypen
Berechnen: Chromosomenfrequenzen
p, q 1.Locus
p, q 2.Locus
D und D'
Drucken: Genotypfrequenzen
Chromosomenfrequenzen
p und q beider Loci.
D und D'



*) n: gewünschte Generationszahl

Abb.: 27 Flußdiagramm des Computerprogramms für ein einfaches 2 Locus - 2 Allel Modell.

Als Testlinien für das Nebenprogramm dienten die Populationen Ly/D CIS-1, Ly/D CIS-2, Ly/D TRANS-3, Ly/D TRANS-4. Als Vergleichsgrößen wurden die Genotypfrequenzen (und zwar bezogen auf Idh- und Ly/D- Loci) verwendet. Der Test mit Hilfe des Nebenprogramms ging dann so vor sich, daß dem Rechner Rekombinationswerte, Fitnèsswerte und Anfangsfrequenzen eingegeben wurden. Sodann wurden dem Rechner die experimentell ermittelten Genotypfrequenzen eingegeben. Der Computer rechnete dann eine Modellsituation durch, verglich (wie oben schon erwähnt) in den Generationen F_2,F_4, F_6,F_8,F_{10},F_{12},F_{14},F_{16} die eben errechneten Genotypfrequenzen mit den (vorher eingegebenen) experimentell ermittelten, errechnete dann ein Chi-Quadrat und summierte alle Chi-Quadrate auf.
Im Bereich niedriger Chi-Quadrate wurde dann "händisch" so lange Wert um Wert geändert, bis zuletzt für alle 4 Ly/D Stämme gut angepaßte Kurven gefunden werden konnten. Die Abbildungen 28,29,30 und 31 zeigen die experimentell ermittelten Genotypfrequenzen der 4 Ly/D Stämme und die (eine!) "angepaßte Idealkurve".

Für die einzelnen Linien wurden für das Modell folgende Werte dem Computer eingegeben:

Ly/D CIS-1: $F_{+Ly/FD} = V_{+Ly/FD} = 0{,}85$ *
$F_{FLy/+D} = V_{FLy/+D} = 1{,}00$
$F_{FLy/FD} = V_{FLy/FD} = 0{,}88$
$F_{+Ly/+D} = V_{+Ly/+D} = 0{,}98$
$c_{♀} = 0{,}175$ $c_{♂} = \emptyset$ Chi-Quad.: 80,73

Ly/D CIS-2: $F_{+Ly/FD} = V_{+Ly/FD} = 1{,}00$
$F_{FLy/+D} = V_{FLy/+D} = 0{,}875$
$F_{FLy/FD} = V_{FLy/FD} = 0{,}875$
$F_{+Ly/+D} = V_{+Ly/+D} = 0{,}975$
$c_{♀} = 0{,}13$ $c_{♂} = \emptyset$ Chi-Quad.: 60,71

*) F=Fertilität, V=Viabilität; Fußnote bezeichnet Genotyp.

Ly/D TRANS-3: $F_{+Ly/FD} = V_{+Ly/FD} = 0{,}950$

$F_{FLy/+D} = V_{FLy/+D} = 0{,}950$

$F_{FLy/FD} = V_{FLy/FD} = 0{,}850$

$F_{+Ly/+D} = V_{+Ly/+D} = 1{,}000$

$c_{♀} = 0{,}13 \quad c_{♂} = Ø$ Chi-Quad.: 49,56

Ly/D TRANS-4: $F_{+Ly/FD} = V_{+Ly/FD} = 0{,}950$

$F_{FLy/+D} = V_{FLy/+D} = 0{,}850$

$F_{FLy/FD} = F_{FLy/FD} = 0{,}850$

$F_{+Ly/+D} = V_{+Ly/+D} = 1{,}000$

$c_{♀} = 0{,}12 \quad c_{♂} = Ø$ Chi-Quad.: 110,96

Fertilitäten und Viabilitäten sind jeweils gleich. An den Ergebnissen der Modellrechnungen am Computer änderte sich nämlich wenig, wenn Fertilitäten und Viabilitäten sozusagen zusammengefaßt wurden, also eine gemeinsame Nettofitness angenommen wurde. Dieses Ergebnis ist nicht weiter verwunderlich, es muß so sein, weil sich ja die Nettofitness aus den Teilfitnesswerten zusammensetzt:

$$W = v \times f \ .$$

Beispielsweise ergab die Modelldurchrechnung für Ly/D CIS-1 ein fast genauso gut angepaßtes Ergebnis mit folgenden Fitnesswerten:

Ly/D CIS-1: $F_{+Ly/FD} = 0{,}70 \quad V_{+Ly/FD} = 1{,}00$

$F_{Ly/+D} = 1{,}00 \quad V_{FLy/+D} = 1{,}00$

$F_{FLy/FD} = 0{,}75 \quad V_{FLy/FD} = 1{,}00$

$F_{+Ly/+D} = 0{,}95 \quad V_{+Ly/+D} = 1{,}00$

Somit ist von Interesse, die für die Modelldurchrechnungen verwendeten Fitnesswerte zwischen den 4 Linien zu vergleichen.

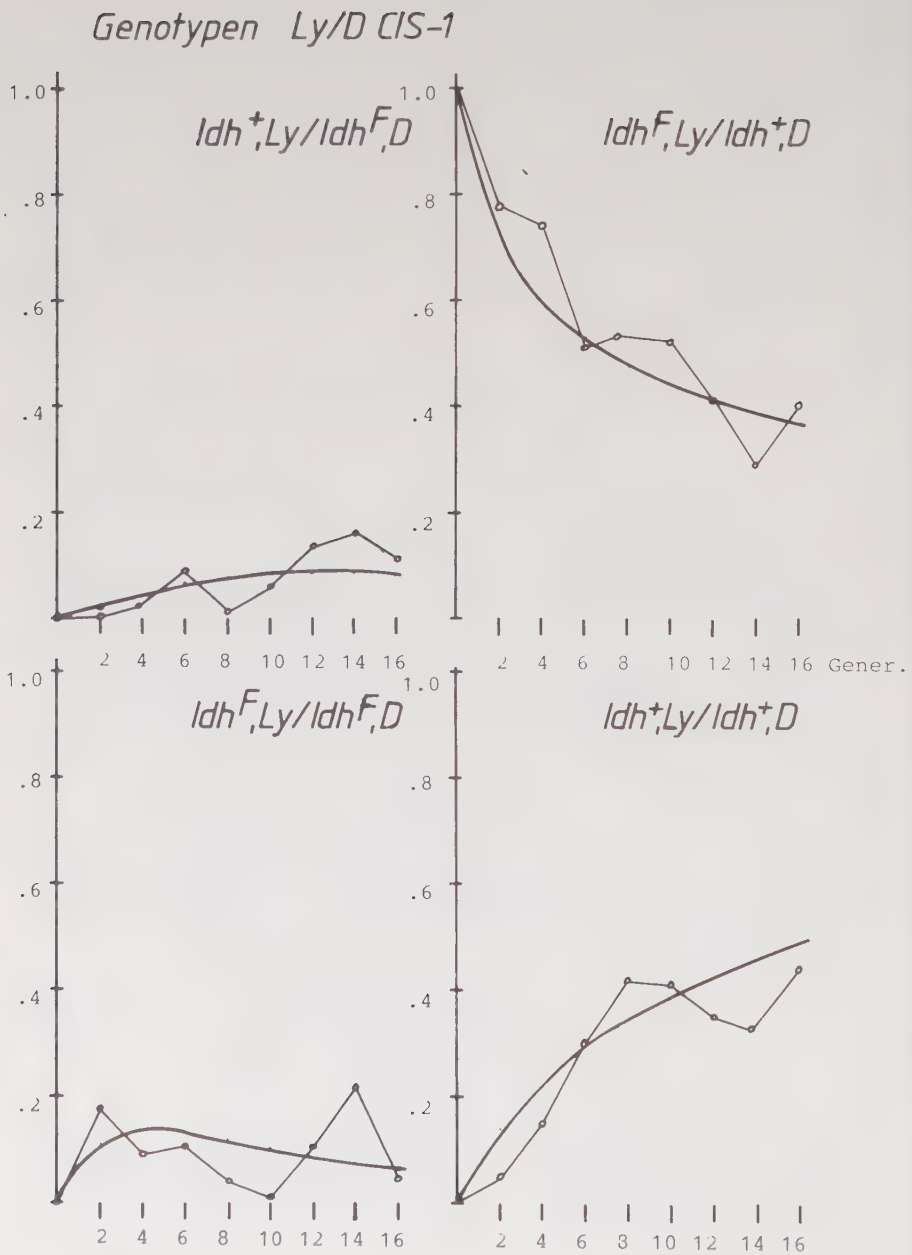


Abb.: 28 Genotypfrequenzen der 4 Genotypen der Linie Ly/D CIS-1
experimentell ermittelte Werte,
theoretische Kurve (s.S. 72f)

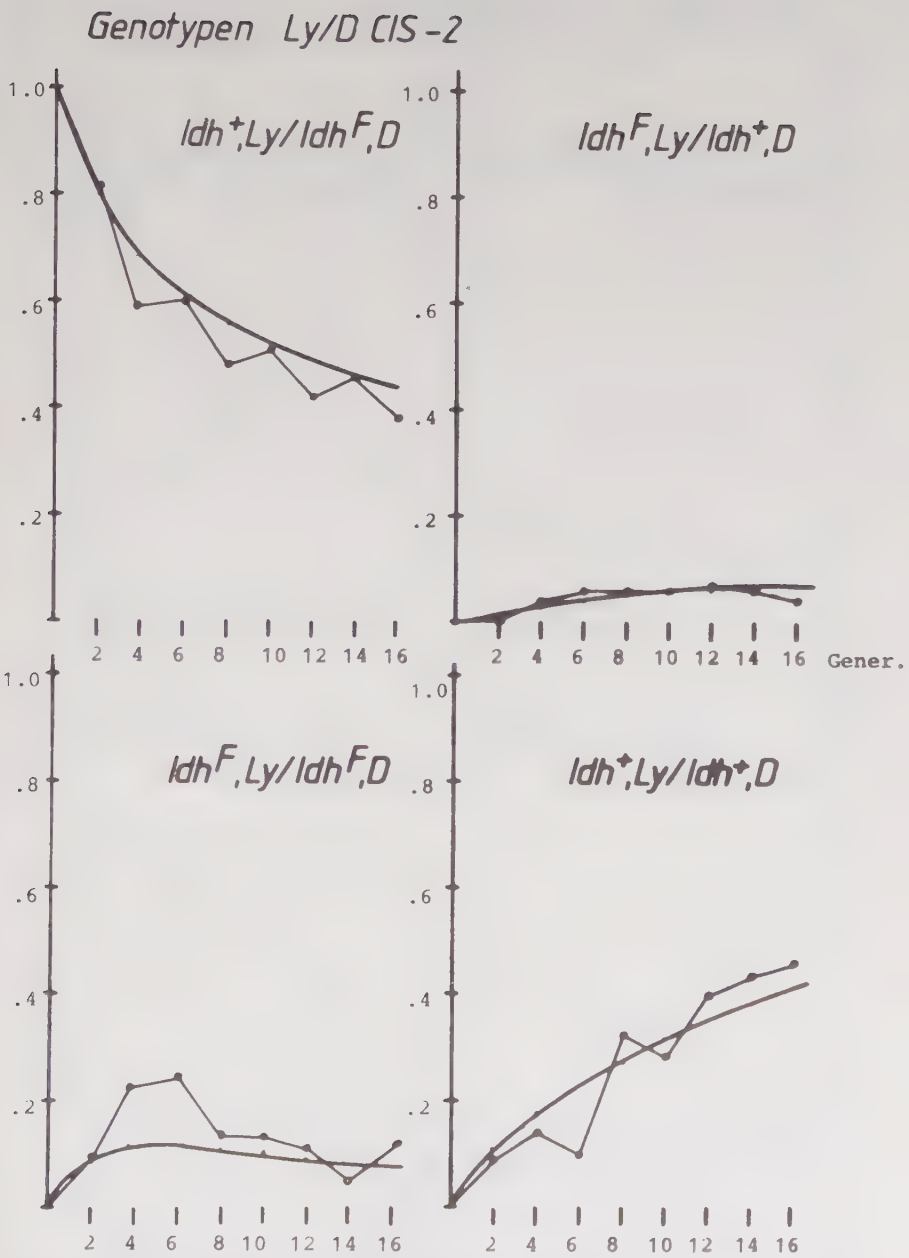


Abb.: 29 Genotypfrequenzen der 4 Genotypen der Linie Ly/D CIS-2
experimentell ermittelte Werte
theoretische Kurve (s.S.72f)

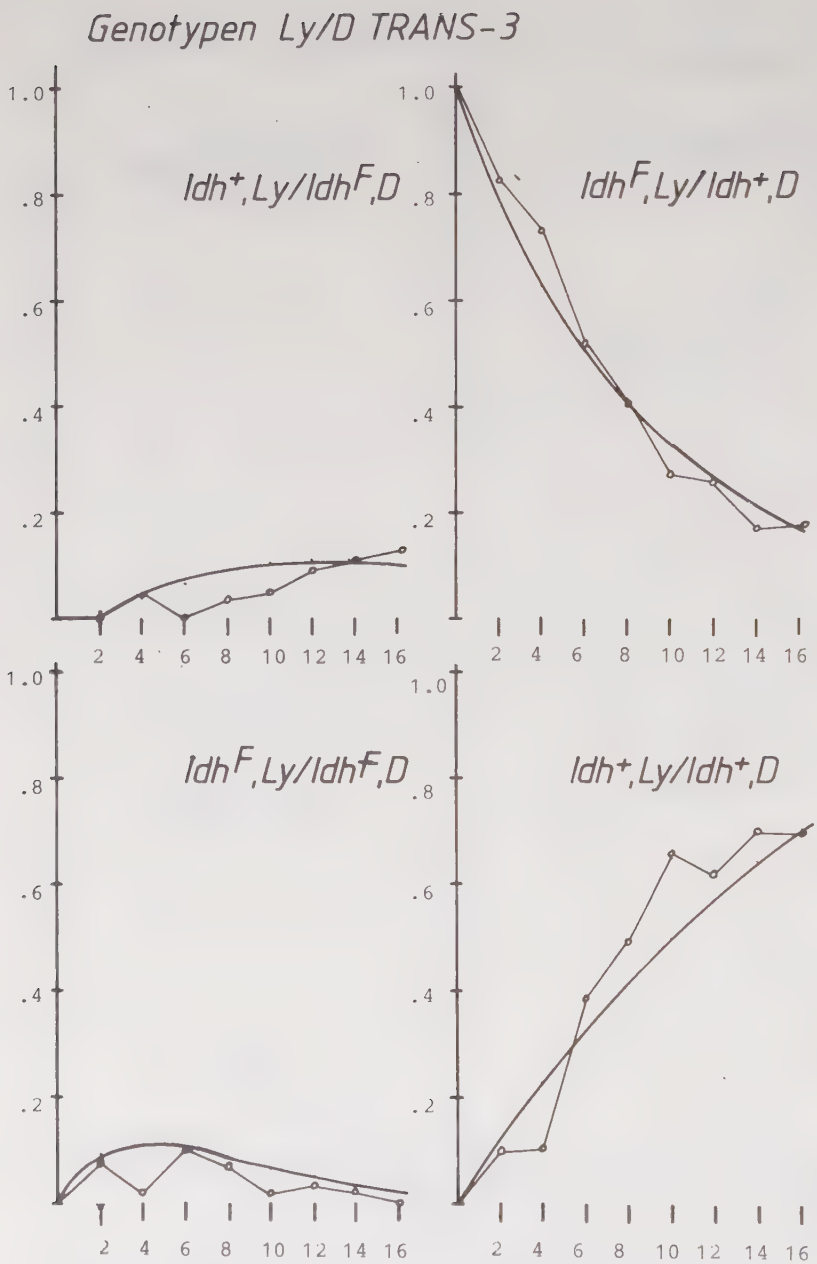


Abb.: 30 Genotypfrequenzen der 4 Genotypen der Linie Ly/D TRANS-3
experimentell ermittelte Werte
theoretische Kurve (s.S.72f)

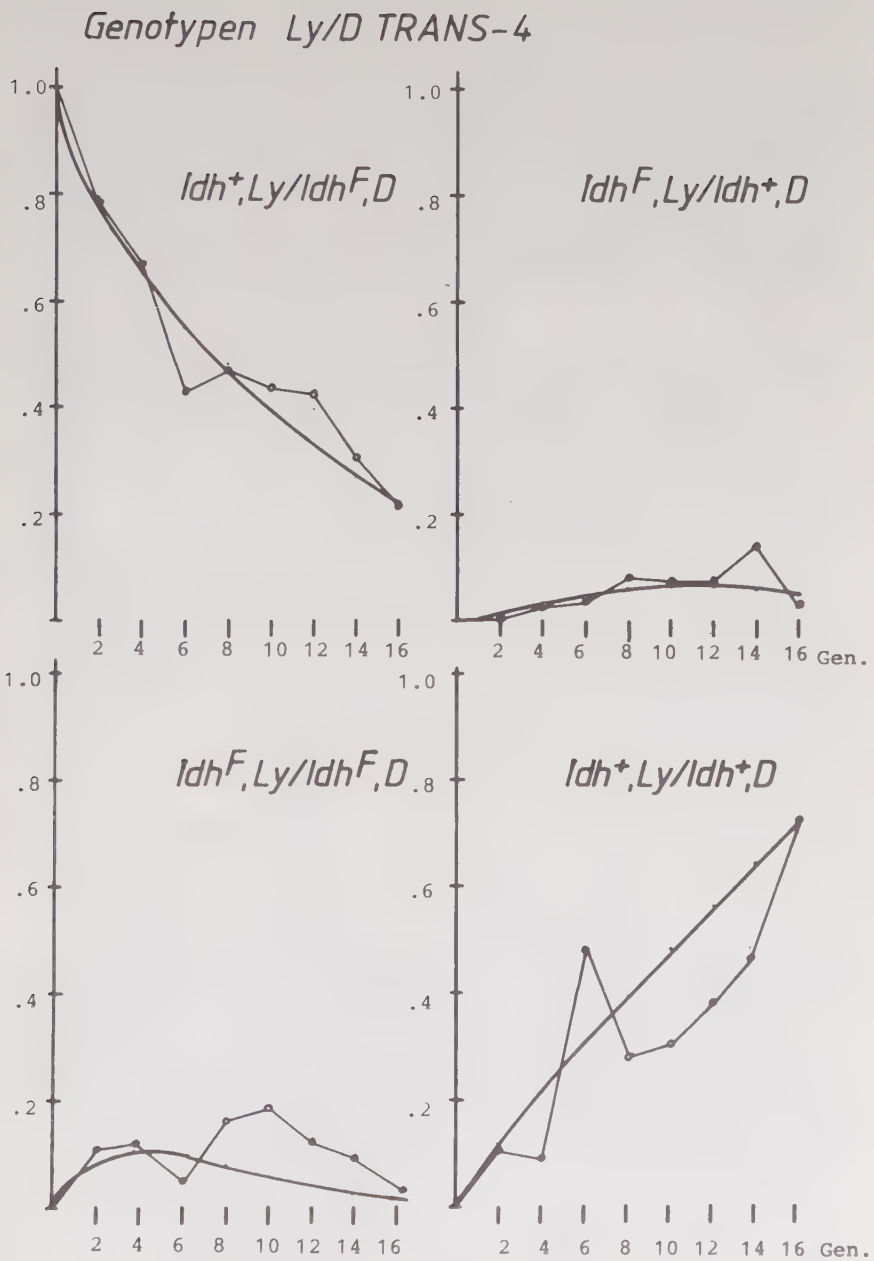


Abb.: 31 Genotypfrequenzen der 4 Genotypen d. Linie Ly/D TRANS-4
experimentell ermittelte Werte
theoretische Kurve (s.S.72)

V. Diskussion:

V.1. Rekombinationsversuche:

Erwartungsgemäß ist die Häufigkeit der Rekombinanten im Austauschversuch geringer, als durch die Subtraktion der Positionswerte der beteiligten Genloci in Centimorgan zu erwarten wäre. Die beobachteten Werte müssen daher für die Karteneintragung durch die Näherungsformel

$$x = 0.7y - 0.15 \log_e(1-2y)$$

korrigiert werden. x: Kartenwert; y: Gefundener Rekombinationswert. (HALDANE, 1919). Die gefundenen Rekombinationswerte in Kapitel III ($\bar{c}$ = 20%) ergeben in die Formel eingesetzt:

$$x = (0.7)(0.2) - 0.15 \log_e(1-0.4) = \underline{0.217}$$

Dieser Wert liegt weit über dem zu erwarten gewesenen. (Idh: III-27.1; Pgm: III-43.4; TRIPPA u. SANTOLAMAZZA, 1970; HJORTH, 1970; FOX, 1970). Die Abweichungen könnten durch Selektion von Genotypen bei den Rekombinationstests erklärt werden. Rekombinationsversuch 2 und 3 (Versuch 1 soll wegen des Pgm-nahen st- Allels nicht berücksichtigt werden) ergeben in der F_2 - Generation:

Trans-Versuch:	F+/++	445 Tiere	$2\frac{(445-432)^2}{438,5}$	= 0.77*
	+S/++	432 Tiere		
	FS/++	118 Tiere	$2\frac{(118-147)^2}{132,5}$	=12,69**
	++/++	147 Tiere		
Cis-Versuch:	FS/++	340 Tiere	$2\frac{(340-378)^2}{359}$	= 8.04**
	++/++	378 Tiere		
	F+/++	80 Tiere	$2\frac{(80-82)^2}{81}$	= 0.1*
	+S/++	82 Tiere		

Der X^2 - Test zeigt, daß die FS/++ und die ++/++ Tiere, die jeweils im Verhältnis 1:1 erwartet wurden, von dieser erwarteten Relation abwichen. Besonders das erwartete Genotypverhältnis ++/++ : FS/++ weicht stark von der 1:1 Relation ab. Dies weist auf Selektion hin. Eine Zusammenfassung der beiden Versuche und Relativierung der Zahlen auf 1000 ergibt:

*) Keine sign. Abweichung vom 1:1 Verhältnis (5% Niveau).
**) Signifikante Abweichung vom 1:1 Verhältnis (5% Niveau).

F+/++: 481,0 +S/++: 467,4 FS/++: 491,4 ++/++: 560,2

$X^2_{(3)} = 10,3$ (Abweichung nicht signifikant).

Bei Zusammenfassung der beiden Rekombinationsversuche treten also alle 4 möglichen Genotypen mit gleicher Häufigkeit auf. (Zumindest ein X^2-Test läßt auf keine signifikanten Abweichungen schließen.)

Die Annahme eines Schultz-Redfield- Effektes durch Inversionen auf anderen Chromosomen könnte zu einer Deutung zu Hilfe genommen werden. (SCHULTZ, REDFIELD, 1951). Doch die Erhöhung der Rekombination durch Inversionen auf anderen Chromosomen vergrößert auch die Häufigkeit des Doppelcrossover, was wiederum eine Senkung des Rekombinationswertes zur Folge haben müßte. (Ist im Schultz-Redfield-Effekt berücksichtigt). Überdies können abweichende Rekombinationswerte, die aus Versuchen mit Tieren verschiedener Herkunft kommen, dahingehend erklärt werden, daß der genetische Hintergrund auf die Rekombination gekoppelter Gene einen Einfluß nimmt. Auf einen Nenner gebracht: Verschiedene Stämme, verschieden hohe Rekombination gekoppelter Gene.

Möglicherweise könnten weitere Versuche mit wesentlich höheren Stichprobenzahlen Ergebnisse bringen, aus denen sich Schlüsse mit großer Aussagekraft ziehen lassen.

V.2. CIS - TRANS Linien:

2 Phänomene fallen besonders ins Auge, wenn die Allelfrequenzänderungen bei den CIS- und TRANS- Linien betrachtet werden.

1.) Die Zunahme der Frequenzen des Allels Idh^F in allen 6 untersuchten Linien, was auf eine Selektion an diesem Locus hindeutet.

2.) Abnahme der Frequenzen des Pgm^S-Allels in allen Linien bis zur ca. 8. Generation, und anschließend Zunahme und Rückkehr der Frequenzen zur ursprünglichen 50% - Marke. (Die Linien waren in der P-Generation doppelt heterozygot für Idh und Pgm, enthielten somit jeweils 50% Idh^+, Idh^F Pgm^+ und Pgm^F Allele.)

Selektion an Allozymloci in experimentellen Populationen von Drosophila wurde bereits mehrfach beobachtet. Unter anderem wird dabei auch auf die Frage eingegangen, ob der beobachtete Locus selber einer Selektion unterworfen wird, oder ob er eng mit einem selektiv nicht neutralen polymorphen Gen oder Genblock gekoppelt ist. MAC INTYRE a. WRIGHT (1966) untersuchten Laborpopulationen von D. melanogaster und D. simulans und fanden Selektion am Est-6 Locus. Weitere Arbeiten, in denen Selektion an Allozymloci in künstlichen Populationen nachgewiesen werden, sind zahlreich; u.a.: POWELL 1974 (D.willistoni; Est-5, Est-6, Lap-5); JONES a. YAMAZAKI 1974 (D.pseudoobscura; Est-5); FONTDEVILA, AYALA et al. 1975 (D.pseudoobscura; Est-5, Mdh, Odh); RASMUSON et al. 1967 (D. melanogaster; Est-6, Lap-A); BERGER 1970 (D. melanogaster; Mdh, α-Gpdh, Adh, G-6-pdh, 6-Pgdh, Acph, Ldh); O'BRIEN a. MAC INTYRE 1971 (D. melanogaster; Lap-D, Acph-1); MUHS 1975a, 1975b (D. melanogaster; Est-6, Acph); LEIBENGUTH 1977 (D. melanogaster; Adh); YOSHIMURA u. MUKAI 1979 (D. melanogaster; Adh).*

Die Frequenzänderungen am Idh-Locus in unserem Versuch fallen unterschiedlich aus. Die TRANS 33+66 Linien zeigen relativ schwache Änderungen der Idh- Allelfrequenzen. während im Gegensatz dazu die Frequenzänderungen in den TRANS A+B Linien vergleichsweise stark auftreten. Dies ist vermutlich darauf zurückzuführen, daß die TRANS 33+66 Linien mit wesentlich polymorpherem genetischen Hintergrund gestartet wurden, als die CIS A+B und erst recht die TRANS A+B Linien. JONES a. YAMAZAKI (1974) untersuchten Laborpopulationen von D. pseudoobscura am Est-5 Locus und fanden eine umso stärkere Selektion am Est-5 Locus, je weniger verschiedene Chromosomen die Startpopulation enthielt. Die Autoren leiten daraus die Empfehlung ab, bei Untersuchungen von Laborpopulationen den genetischen (chromosomalen) Hintergrund der Linie(n) im Auge zu behalten. POLIVANOV (1964) untersuchte mono- und polychromosomale Populationen mit sichtbaren Markern (D. me-

*) Liste erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

lanogaster: ebony, Stubble, brown, scarlet, polished, forked). Der Autor startete jeweils 2 parallele Linien und zwar einmal mit wenigen Wild-, einmal mit vielen Wildchromosomen. Die unterschiedlichen Selektionsergebnisse veranlassen den Autor zu der Vermutung, daß nicht bloß am Gen selber, sondern an polygenen Komplexen selektioniert wird.

Vermutlich spielen auch bei den in dieser Arbeit untersuchten Linien koadaptierte Genblöcke eine Rolle: War ein Teil der Idh^F tragenden Chromosomen mit adaptiv günstigen Genen assoziiert, so erfolgte allmählich eine Selektion zugunsten des Allels Idh^F. Bei den Einkreuzungen zur Erzeugung der sekundären FS/FS und ++/++ Stämme (Siehe Kap. III.1.6.) wurden (zufällig ?) häufiger jene Chromosomen "erwischt", die den Polygenkomplex $Idh^F_{pos.}$ aufwiesen, während ein anderer Komplex $Idh^F_{neg.}$ (der sich ursprünglich mit $Idh^F_{pos.}$ im Gleichgewicht befand) zum Teil oder ganz verloren ging. Dieser Vorgang könnte erklären, warum in den sekundären CIS A+B Linien und in den tertiären A+B Linien das Allel Idh^F offensichtlich adaptiv günstiger ist, als in den primären TRANS 33+66 Linien. Die Frage nach der unterschiedlichen Wirkung von mono- und polychromosomalen Hintergründen in Populationen war bereits mehrmals Gegenstand von Untersuchungen. (PFRIEM, 1975; PFRIEM, 1978; SPERLICH u. KARLIK, 1970; SPERLICH u. KARLIK, 1972).

Schwieriger ist die Frage nach den Vorgängen am Pgm- Locus. Wie im Kapitel III.2.1.1. bereits hingewiesen wird, kann das Phänomen der Frequenzumkehr der Pgm- Allele so erklärt werden, daß der Pgm- Locus in den in dieser Arbeit untersuchten Linien entweder selbst einer balancierenden Selektion unterworfen ist, oder Teil eines balanzierten Systems ist*.

Im vorliegenden Fall wird zur Erklärung der Versuchsergebnisse eine Überlagerung von verschiedenen Gegebenheiten angenommen.

*) Die hier vorgeschlagene Erklärung ist sicherlich nicht die einzig denkbare. Außerdem kann in Mehrlocussystemen der Weg zum Fitness-Gipfel scheinbar über Umwege erfolgen und muß nicht immer direkt verlaufen.

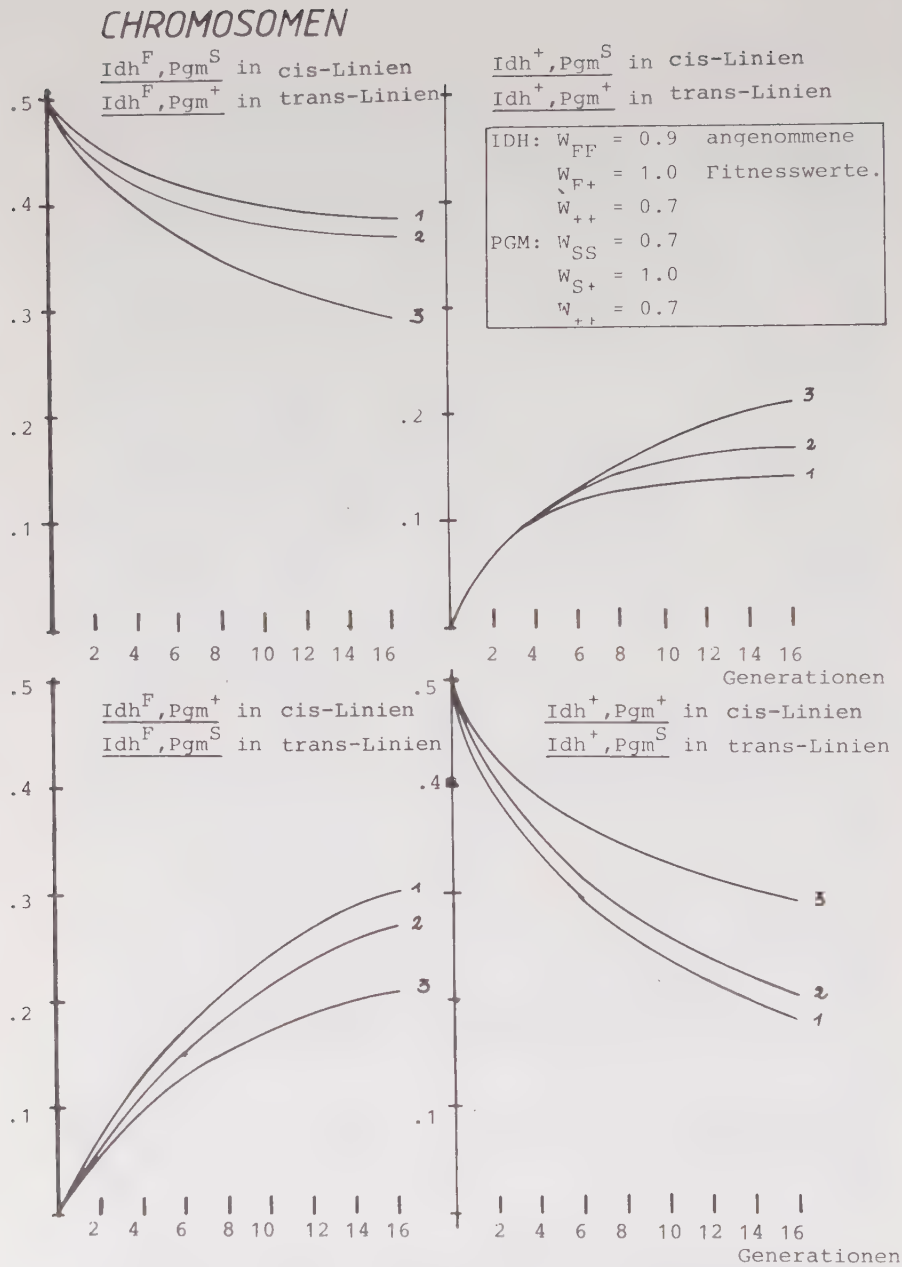


Abb.: 31 errechnete Chromosomenfrequenzen bei multiplikativer (1) und additiver (2) Wirkung der Fitnesswerte sowie bei Neutralität. (3)

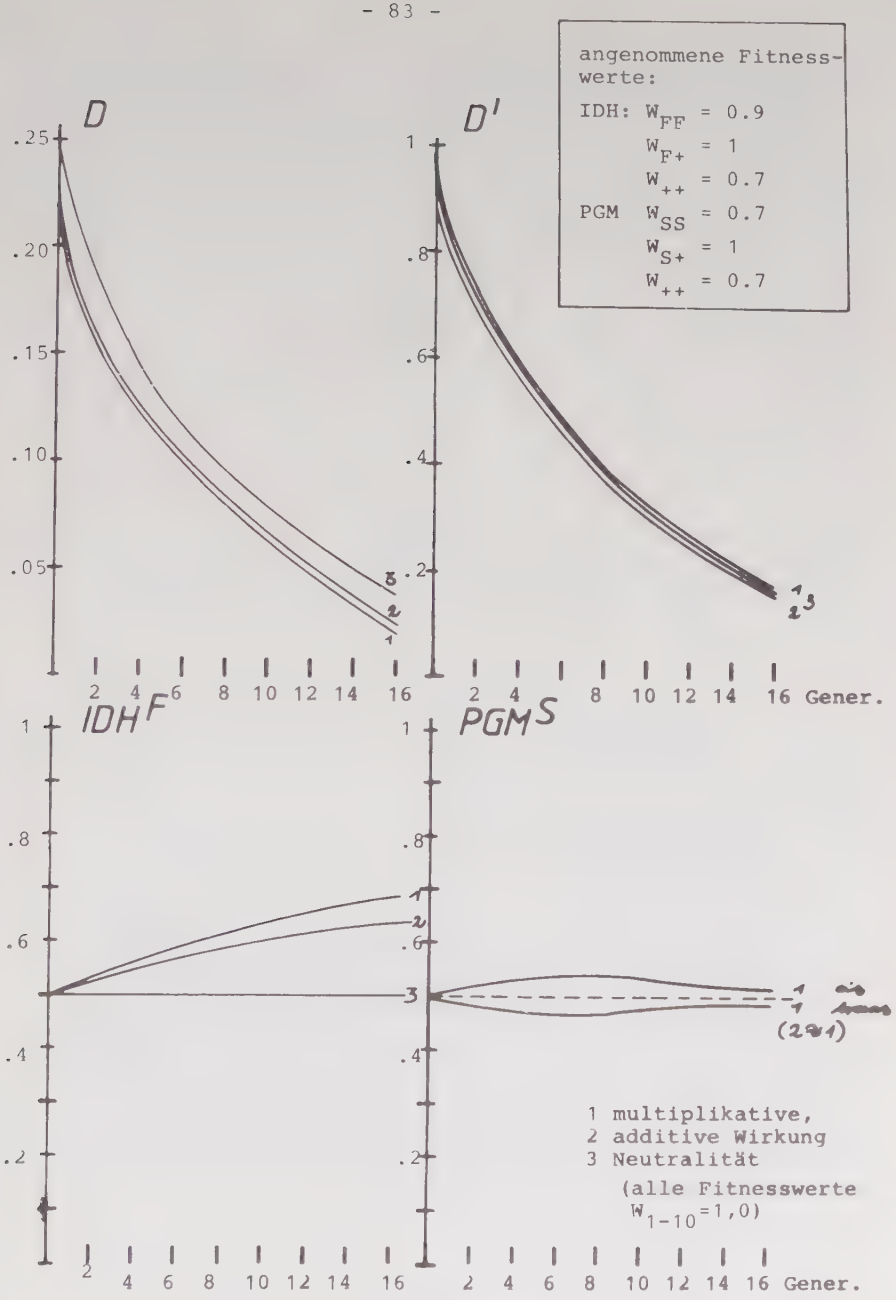


Abb.: 32 errechnete Werte für D, D', Frequenzen von Idh-F und Pgm-S Allelen multiplikativer (1), additiver (2) Wirkung der Fitnesswerte sowie bei Neutralität der Allele. (3).

1.) Allel Idh^F selektiv bevorzugt,
2.) Allel Pgm^S balanciert und
3.) Koppelung und Rekombination zwischen Pgm- und Idh.

Diese Annahme wurde am Computer überprüft, und zwar wurde lediglich ein Fitnesswert angenommen, da es hier ja nur um eine prinzipielle Frage gehen sollte. Als Programm diente das bereits beschriebene Hauptprogramm (Kapitel IV.3.). Es wurden folgende Werte eingegeben: (Fitness = Fertilität der Adulttiere)

Idh: W_{FF}= 0,9 W_{F+}= 1,0 W_{++}= 0,7 Pgm: W_{SS}= 0,7 W_{S+}= 1,0 W_{++}= 0,7

Rekombinationswert c_o= 0,2; c_o= Ø.

Start der Linien in jeweils D = 0,25 also einmal in trans- und einmal in cis - Stellung.

Der Computerlauf zeigte zwar im Idh-Locus einigermaßen gute Übereinstimmung mit den gefundenen Werten, im Falle der Allelfrequenzänderungen am Pgm - Locus* weichen die Computerergebnisse jedoch deutlich von den gefundenen Werten ab. Um zwei zusätzliche Vergleichsvarianten zu untersuchen, wurden für die Computerberechnungen einmal angenommen, daß zwischen den Allelen der beiden Genloci (Idh und Pgm) additive und multiplikative Wechselwirkung besteht. Auch neutrale Wirkung an den Loci wurde betrachtet. Wie die Abb. 31 und Abb. 32 zeigen, bestehen zwischen multiplikativer und additiver Wirkung der Fitnesswerte lediglich geringe Unterschiede. Mit Hilfe der empirisch gefundenen Resultate kann also nicht entschieden werden, welche der beiden Wirkungsweisen tatsächlich auftritt. D- und D'- Werte zeigen kaum Unterschiede zwischen Selektion und neutraler (Wert siehe oben) Wirkung.

Hinsichtlich des Pgm- Locus zeigen sich allerdings grundsätzliche Unterschiede zwischen gefundenen und vom Computer errechneten Werten*. Während nämlich in allen CIS- und TRANS-Linien die Frequenz von Pgm^S vorerst abnimmt, um später wieder ca. 50% zu erreichen, errechnet der Computer für den CIS-Fall eine Zunahme von Pgm^S mit anschließender Abnahme. (Siehe Abb.32).

*) Siehe Abb.5, S.31 und Abb.32, S. 83 unten.

Die Koppelung mit dem Idh-Locus scheint sich auf die Frequenz der Allele am Pgm-Locus nicht auszuwirken. Der Idh-Locus hat somit vermutlich keinen Einfluß auf den Pgm-Locus. Wo liegt also der Grund für die merkwürdige Frequenzumkehr der Pgm-Allele. Eine gute Erklärung böte die Annahme einer anfänglichen Koppelung des Allels Pgm^S mit einem Subvitalfaktor sv^-. Analog dazu sei das Allel Pgm^+ mit dem zum Subvitalfaktor allelischen Gen sv^+ gekoppelt. Weiters sei angenommen, daß der "sv"-Locus etwa 7,5 Centimorgan ($c_{♀}=0,075; c_{♂}=Ø$)* vom Pgm-Locus am Chromosom III entfernt liegt.

In den Computer wurden eingegeben:

Fertilitäten (W): Pgm-Locus $W_{SS} = 0,5\ W_{S+} = 1,0\ W_{++} = 0,5$

"sv"-Locus $W_{++} = 1,0\ W_{+-} = 1,0\ W_{--} = 0,05$

Rekombinationswerte: $c_{♀}=0,075; c_{♂}=Ø$

Die Linie soll mit $Pgm^S, sv^-/Pgm^+/sv^+$ - Tieren gestartet werden. Die Ergebnisse des Computerdurchlaufes stimmen mit den gefundenen Werten gut überein.

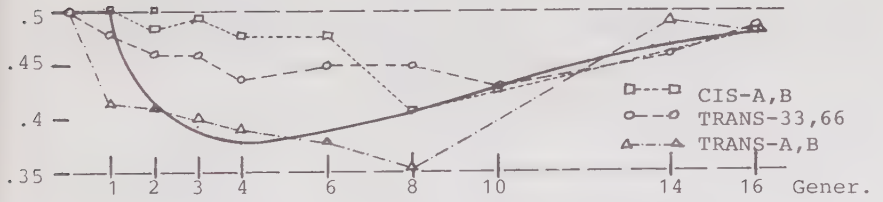


Abb.: 33 Frequenzen des Allels Pgm^S in den Linien CIS-A,CIS-B,TRANS-33,TRANS-66,TRANS-A und TRANS-B. Durchzogene Linie: Errechneter Frequenzverlauf. (Verwendete Werte oben im Text).

Ob nun in CIS- oder TRANS- Linien, der Rechner ermittelte stets eine anfängliche Frequenzabnahme von Pgm^S mit anschließender Zunahme. Je nach Wahl der Fitnesswerte oder des c änderte sich die errechnete Frequenz von Pgm^S geringfügig. Am prinzipiellen Verlauf änderte sich jedoch nichts.

*) Die Annahme von c erfolgt rein willkürlich.

Somit darf gefolgert werden:* Der Pgm- Locus ist ausbalanciert. Das Allel Pgm^S ist mehr oder weniger eng gekoppelt mit einem Subvitalfaktor sv^-, der im homozygoten Zustand eine Fitnessverminderung bewirkt. Die enge Nachbarschaft von Pgm^S und sv^- am Chromosom III bewirkt, daß das Allel Pgm^S in den ersten Generationen nach dem Start der Linie ausselektioniert wird. Die Frequenz von Pgm^S nimmt ab. Da aber die Gene im Verlauf der Generationen rekombinieren, entstehen auch Pgm^S, sv^+ - Chromosomen. Da weiterhin der Pgm- Locus ausbalanciert sein soll, kehrt also die Frequenz von Pgm^S wieder zur ursprünglichen 50%- Marke zurück. Diese Erklärung erscheint plausibel, die theoretischen Überlegungen mit Computerberechnungen stimmen mit den gefundenen Werten überein.
Wenn aber nun gefolgert wird, daß die Frequenz von Pgm^S stark von einem (angenommenen) Subvitalfaktor abhängt, so erhebt sich die Frage, ob und wie der Idh- Locus einen Einfluß auf den Pgm- Locus hat bzw. umgekehrt. Kurz gesagt: Gibt es eine epistatische Wechselwirkung zwischen Idh- und Pgm- Locus?
Der Ausdruck "Epistasis" stammt ursprünglich von BATESON (1907). BATESON bezeichnet damit eine Form der genetischen Wechselwirkung, bei der ein Gen mit dem phänotypischen Effekt eines anderen nicht allelischen Gens interferiert. In der quantitativen Genetik versteht man unter Epistasis auch das Abweichen des Fitnesswertes eines Gens durch Wechselwirkung mit einem anderen Gen. Normalerweise errechnen sich die Fitnesswerte im gewöhnlichen 2 Locus 2 Allel Modell dadurch, daß man die Fitnesswerte der Loci multipliziert. Wenn man die Allele der Loci mit A,a,B und b bezeichnet, erhält man: $W_{AABB} = W_{AA}W_{BB}$; $W_{AaBB} = W_{Aa}W_{BB}$ usw. (LEWONTIN, 1974). Nun gibt es Fälle, in denen starke Abweichungen von diesem multiplikativen Modell beobachtet werden können. LEWONTIN (1974) beschreibt einen Fall, bei dem die relative Fitness dreier Genotypen (AA, Aa, aa) eine Funktion der Genotypfrequenz eines anderen Gens ist (BB,Bb,bb). LEWONTIN weist darauf hin, daß diese epistatische Wechselwirkung nicht mit frequenzabhängiger Selektion verwechselt werden darf.

*) Es sei betont, daß es sich hiebei um lediglich einen Erklärungsversuch handelt. Andere Interpretationsmöglichkeiten können nicht ausgeschlossen werden.

Eine Möglichkeit der Untersuchung auf eine Wechselwirkung kann folgende Überlegung bieten: Man nehme an, die Häufigkeit des Allels Idh^F in einer Population sei p_{Id}, diejenige von Idh^+ sei q_{Id}. Die Häufigkeiten von Pgm^S und Pgm^+ nenne man dann p_{Pg} und q_{Pg}. Verhalten sich nun die Frequenzen der Allele genauso zueinander, wie die jeweiligen Koppelungen, so kann dies bedeuten, daß keine Wechselwirkung zwischen den Genen vorliegt.

$p_{Pg}:q_{Pg} = p_{Pg}p_{Id}:q_{Pg}q_{Id}$: Idh- und Pgm- Allele beeinflussen sich gegenseitig nicht.

$p_{Pg}:q_{Pg} \neq p_{Pg}p_{Id}:q_{Pg}q_{Id}$: Idh- und Pgm- Allele interferieren, es existiert eine Wechselwirkung.

In der folgenden Tabelle sind die Frequenzen der Chromosomen und Allele der CIS A+B- und der TRANS A+B- Linien zusammengefaßt.

	gef. Chr.Frequ.		gef. All.Frequ.		Diff. gef.-erw.		
	Idh^F Pgm^+	Idh^F Pgm^S	Pgm^+	Pgm^S	Pgm^+	Pgm^S	
F_1	0.599	0.479	0.542	0.458	0.057	-0.021	
F_2	0.606	0.504	0.553	0.447	0.053	0.057	
F_3	0.587	0.497	0.553	0.447	0.034	0.050	
F_4	0.678	0.449	0.566	0.434	0.112	0.015	
F_6	0.602	0.524	0.572	0.428	0.030	0.096	
F_8	0.736	0.511	0.619	0.381	0.117	0.130	
F_{15}	0.758	0.639	0.524	0.476	0.234	0.163	
F_{16}	0.745	0.658	0.520	0.480	0.225	0.178	
	0.664 : 0.532		0.556 : 0.444		0.108 : 0.084		Schnitt
	1.248		1.252		1.286		

Die Chromosomenrelationen der CIS A+B Linien und der TRANS A+B Linien zeigen also im Schnitt die gleichen Werte, wie die Allele $p_{Pg}:q_{Pg}$.

Somit darf angenommen werden, daß in den CIS- und TRANS- Linien

1.) am Idh- Locus Selektion zugunsten des Idh^F Allels erfolgte,

2.) der Pgm- Locus ausbalanciert war,

3.) das Allel Pgm^S mit einem Subvitalfaktor gekoppelt war, was nach "Entkoppelung" zu einer Frequenzumkehr führte,

4.) die Idh- und Pgm- Allele sich gegenseitig bezüglich ihres Effektes auf die Fitness nicht beeinflußt haben.

V.3. Die Ly/D - Linien:

Bei einem Vergleich der CIS- und TRANS- Linien mit den Ly/D-Linien fällt ein Unterschied sofort auf. In den CIS- und TRANS- Linien wird am Idh- Locus genau umgekehrt selektioniert, wie in den Ly/D- Linien. Das Allel Idh^F war in den CIS- und TRANS- Linien adaptiv bevorzugt, in den Ly/D- Linien ausnahmslos benachteiligt.
Das zweite Phänomen, das die Ly/D- von den CIS-/TRANS- Linien unterscheidet, ist die deutliche assoziative Heterosis am Pgm-Locus in den Ly/D- Linien. Der Pgm- Locus war in allen 4 untersuchten Ly/D- Linien in allen Generationen fast völlig ausbalanciert.

Tab.: 12 Allelfrequenzen von Pgm^S in drei Generationen der 4 Ly/D- Linien.

F	Ly/D CIS-1	Ly/D CIS-2	Ly/D TRANS-3	Ly/D TRANS-4
1	0,5025	0,4950	0,5075	0,4974
8	0,4850	0,4951	0,5127	0,4942
16	0,5056	0,5093	0,5046	0,4898

Diese Balancewirkung des Ly/D- Locus* auf den Pgm- Locus könnte möglicherweise darauf zurückzuführen sein, daß der sehr nahe am Pgm- Locus liegende Ly/D-Locus* zwar über nur wenige Generationen eine Balancewirkung ausübt , während bei einer Beobachtungszeit, die länger dauert als 16 Generationen (Dauer der Untersuchungen), durchaus eine Segregation der beiden Loci stattfinden hätte können. Als Faktum verbleibt: Assoziative Überdominanz am Pgm- Locus durch eng benachbartes balanciertes Letalsystem über wenigstens 16 Generationen. Keine assoziative Heterosis konnte am Idh- Locus festgestellt werden, hier wurde stark zugunsten des Idh^+- Allels selektioniert.

*) De facto kein "Locus". Siehe Kap. II.1.1. Seite 9 unter Ly/D.

Nimmt man berechtigterweise an, daß diese krassen Unterschiede zwischen den CIS-/TRANS- und Ly/D- Linien hinsichtlich des Idh- Locus kein Zufall sein kann, so gibt es zunächst verschiedene Erklärungsmöglichkeiten:

1.) Die Idh^+- Allele der CIS-/TRANS- und der Ly/D- Linien sind nicht ident. Wie oben bereits dargelegt*, stammt das Idh^+- Allel der CIS-/TRANS- Linien aus dem Ponza-III Stamm. Das Idh^+- Allel der Ly/D- Linien kommt hingegen aus dem ursprünglichen Ly/D-Stamm (+Ly+/+D+). Es ist nun denkbar, daß es sich um zwei völlig verschiedenen Allele handelt, die in der Stärkegelelektrophorese gleiche Wanderungsgeschwindigkeit zeigen. Eine wesentliche Verfeinerung der Elektrophoresetechnik könnte diesbezüglich vielleicht Klarheit schaffen. Eine definitive Antwort auf die Frage ist in dieser Arbeit nicht möglich.

2.) Eine zweite Erklärung bietet die Annahme von identen (Idh-)Allelen, aber von verschieden gearteten Genblökken, die unterschiedlich ausselektioniert wurden. Die elektrophoretisch unterscheidbaren aber ansonsten selektiv Neutralen Allele wären dann sozusagen Indikatoren für einen Genblock gewesen, an dem Selektion wirksam geworden ist. Es kann also der Fall gewesen sein, daß das Idh^+_{Pz}** in einem selektiv ungünstigen Genverband lag, während $Idh^+_{Ly/D}$** in einem selektiv günstigem Block "steckte".

3.) Es gibt noch eine dritte Denkmöglichkeit, die ebenso plausibel erscheint.
Das Allel Idh^+_{Pz} bzw. der Genblock, in dem sich dieses Allel befand, war dem Allel Idh^F_{wa}*** unterlegen, es wurde in den CIS-/TRANS- Linien zugunsten des Idh^F-Allels ausselektioniert. In den Ly/D- Linien könnte es nun so gewesen sein, daß sich im ursprünglichen Ly/D-Stamm begünstigt durch das Ly/D- System, das im Umfeld

*) Kapitel II.2. **) Idh^+_{PZ} = Allel Idh^+ aus dem Stamm Ponza-III
***) Idh^F_{wa} = Allel Idh^F aus dem Stamm w^a (white apricot).

der D- Inversion kein crossing over "duldete", coadaptierte Blöcke herausgebildet haben, die ein Fremdallel in Form des Idh^F aus dem w^a- Stamm nicht akzeptieren konnten.
In der Tat scheint diese Annahme berechtigt zu sein, wie ein Blick auf die Chromosomen- und Genotypfrequenzen der Ly/D-Linien zeigt. Alle Chromosomen, die Idh^F tragen, bleiben, so sie in der Linie zu Beginn mit 0% vorhanden waren, stets unterhalb der 20% Marke. (Siehe zur Verdeutlichung die Abbildungen 19 u. 20 auf Seiten 53 und 54). Umgekehrt - war ein Idh^F tragendes Chromosom in der P- Generation einer Ly/D- Linie zu 50% vertreten, so nahm seine Häufigkeit im Verlaufe der untersuchten Generationen rapide ab, und zwar einheitlich in allen 4 untersuchten Linien.

Die Computerresultate bestärken die obige Vermutung.*
In allen 4 untersuchten Ly/D- Linien war ein Genotyp deutlich selektiv bevorzugt, und zwar Idh^+Ly/Idh^+D. (Der Pgm-Locus sei hier - wie gesagt - wegen der völligen Balancewirkung des Ly/D-Systems außer Acht gelassen). Gäbe es am Idh- Locus keine Selektion zu beobachten, so müßten in allen Ly/D- Linien die Genotypen $Idh^F,Ly/Idh^F,D$ und $Idh^+,Ly/Idh^+,D$ mit annähernd gleicher Häufigkeit anzutreffen sein, da ja beide Genotypen beim Start der Linien nicht vorhanden waren und sich erst durch Rekombination neu bilden mußten. $Idh^F,Ly/Idh^F,D$ wird stets stark gegenselektioniert.
Es interessiert nun, ob in allen 4 Linien gleich selektioniert wurde, oder ob Unterschiede zu erkennen sind. Hiefür seien nochmals die für die Modelldurchrechnung verwendeten Werte zusammengefaßt:

Tab.: 13 Nettofitnesswerte (W=Fertilität=Viabilität) und c-Werte, die für die Modelldurchrechnung am Computer verwendet wurden. (Erstellung einer gut "angepaßten" Kurve, s.S. 72ff).

	Ly/D CIS-1	Ly/D CIS-2	Ly/D TRANS-3	Ly/D TRANS-4
W_{Idh^+Ly/Idh^FD}:	0,850	1,000	0,950	0,950
W_{Idh^FLy/Idh^+D}:	1,000	0,875	0,950	0,850
W_{Idh^FLy/Idh^FD}:	0,875	0,875	0,850	0,850
W_{Idh^+Ly/Idh^+D}:	0,975	0,975	1,000	1,000
c (Weibchen)	0,175	0,13	0,13	0,12

*) Siehe IV.3. S.72 f.

Aus allen verwendeten Fitnesswerten wird für jeden Genotyp eine Durchschnittfitness errechnet. (Zu beachten: Jeder Fitnesswert ist sowohl Fertilität der Adulttiere, als auch Viabilität der Zygoten. Die Werte wären also jeweils zweimal in den Rechner einzugeben. Siehe auch Seite 72f).

$\hat{W}_{+Ly/FD}$: $\frac{(0,850+1,000+0,950+0,950)}{4} = 0,9375$

$\hat{W}_{FLy/+D}$: $\frac{(1,000+0,875+0,875+0,975)}{4} = 0,93125$

$\hat{W}_{FLy/FD}$: $\frac{(0,875+0,875+0,850+0,850)}{4} = 0,8625$

$\hat{W}_{+Ly/+D}$: $\frac{(0,975+0,975+1,000+1,000)}{4} = 0,9875$

Es ist üblich, den höchsten Fitnesswert als 1 anzunehmen und die anderen Werte zu relativieren, das ergibt dann:

$\hat{W}_{+Ly/FD} = 0,949$ $\hat{W}_{FLy/+D} = 0,930$ (die heterozygoten Genotypen am Idh- Locus)

$\hat{W}_{FLy/FD} = 0,873$ $\hat{W}_{+Ly/+D} = 1,000$ (die homozygoten Genotypen am Idh- Locus).

Die höchste Fitness hat der Genotyp $Idh^{+},Ly/Idh^{+},D$; Die beiden Heterozygoten liegen nur ganz wenig unter demjenigen des Fittesten und sind zudem annähernd gleich hinsichtlich ihres Fitnesswertes. Der Genotyp $Idh^{F},Ly/Idh^{F},D$ hat den geringsten Fitnesswert erhalten.

Setzt man nun diese $\hat{W}$- Werte in das Programm ein, und vergleicht die erhaltenen Kurven mit den experimentell ermittelten Werten, so ist die Anpassung nicht mehr so ideal, wie in den Abb. 28,29,30,31 ersichtlich wird. Trotzdem ist eine gemeinsame Richtung erkennbar. (Abb.: 34, 35). Der Computer errechnete mit Hilfe der Fitnessdurchschnittswerte und eines Rekombinationsdurchschnittswertes ($c_{♀}=0,14, c_{♂} = Ø$) Frequenzänderungen, die durchaus denjenigen entsprechen, die experiemntell in allen 4 beobachteten Linien ermittelt wurden. In allen 4 Ly/D Linien dürfte somit gleich selektioniert worden sein.

Hätte keine Selektion stattgefunden, wären also die Genfrequenzänderungen rein zufällig gewesen, so hätte nicht in al-

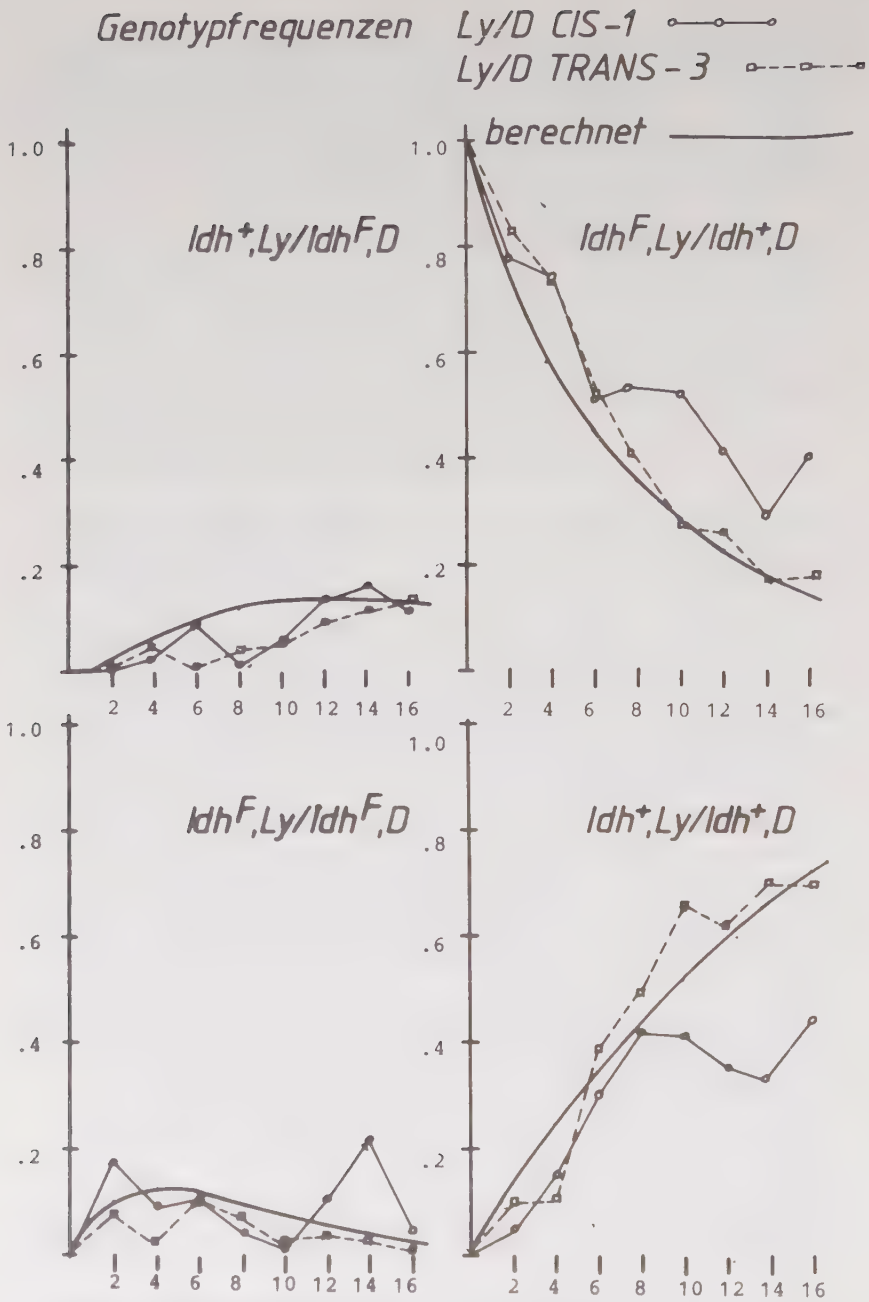


Abb.: 34 Genotypfrequenzen der Linien Ly/D CIS-1 und Ly/D TRANS-3. Theoretische Kurven mit Hilfe von Durchschnittsfitnesswerten errechnet. (S.S. 91 im Text)

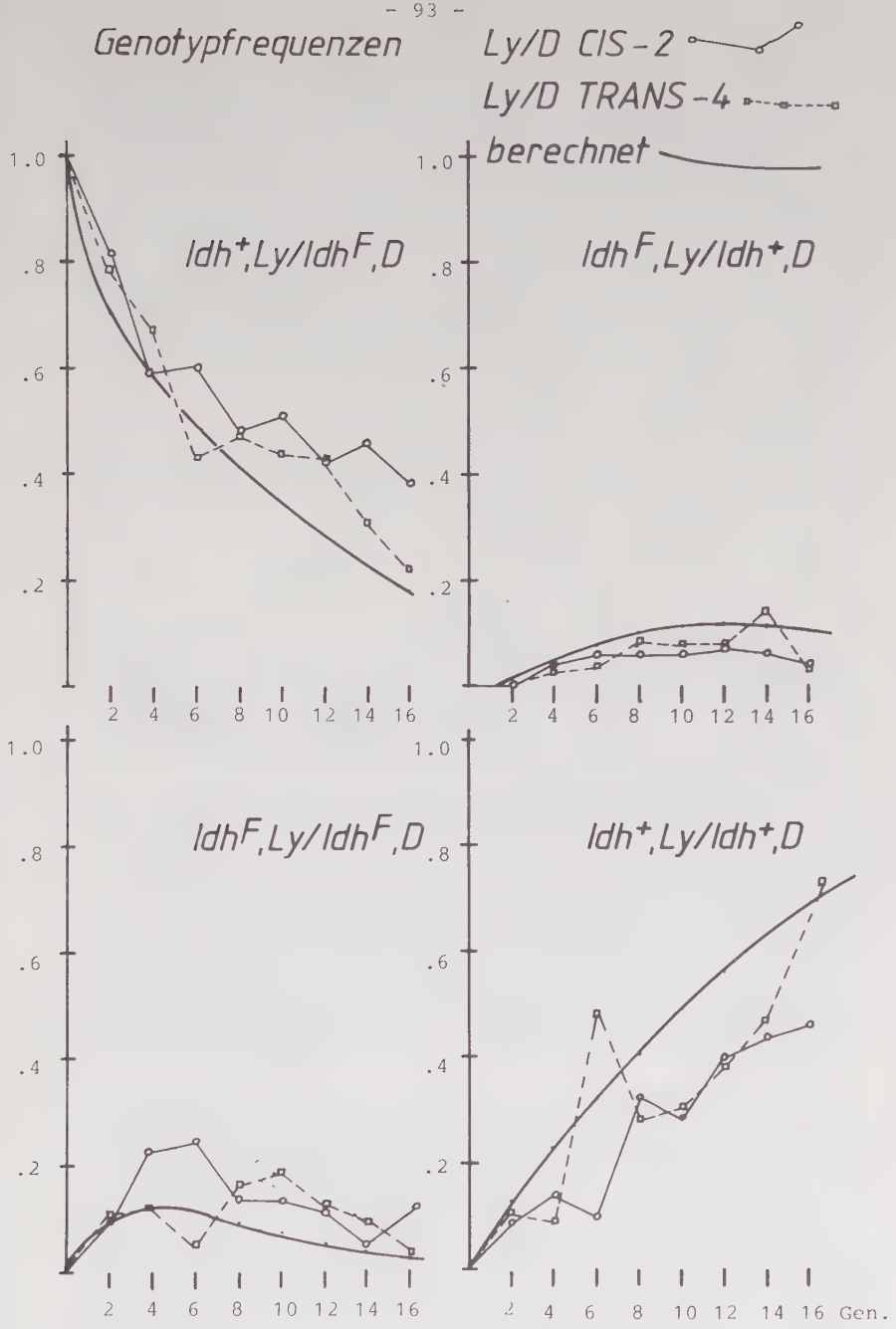


Abb.: 35 Genotypfrequenzen der Linien Ly/D CIS-2 u. Ly/D TRANS-4. Theoretische Kurven mit Hilfe von Durchschnittsfitnesswerten errechnet. (S.S. 91 im Text).

len 4 Linien so einheitlich die Frequenzen der Genotypen Idh^+,Ly/Idh^+,D zunehmen dürfen. Gleichzeitig hätten nicht die Idh^F,Ly/Idh^F,D - Tiere so überaus einheitlich gegenselektioniert werden dürfen. Wohl nahm die Frequenz der Idh^F,Ly/Idh^F,D- Tiere von 0 auf rund 20% zu (beim Ly/D-CIS-2 Stamm in der 6.Generation sogar etwas darüber). Doch diese durch Rekombination der Chromosomen entstandenen Tiere wurden rasch gegenselektioniert, ihre Frequenz nahm im Verlauf der Generationen ab. Zufall kann somit ausgeschlossen werden.
Wie sieht es mit einer Heterosis am Idh- Locus aus? Dies wäre der Fall, wenn die Fitness der Heterozygoten größer wäre, wie die der Homozygoten. Also:

$(\hat{W}_{+Ly/FD}$ u. $\hat{W}_{FLy/+D}) > (\hat{W}_{FLy/FD}$ u. $\hat{W}_{+Ly/+D})$

Was hätte dann geschehen müssen?

In den Ly/D CIS-1 und Ly/D TRANS-3 Linien, die mit Idh^F,Ly/Idh^+,D- Tieren gestartet wurden, hätte der andere heterozygote Genotyp von anfänglich 0% rasch zunehmen müssen, also die Frequenz von Idh^+,Ly/Idh^F,D- Tieren hätte ansteigen müssen. In der Tat erreichte sie nicht einmal die 16%- Marke. Umgekehrt - in den Ly/D CIS-2 und Ly/D TRANS-4 Linien, die mit Idh^+,Ly/Idh^F,D- Tieren gestartet wurden, erreichte die Frequenz des anderen heterozygoten Genotyps, also Idh^F,Ly/Idh^+,D nur magere 14%. (Linie Ly/D TRANS-4, 14.Generation). Die am Idh- Locus heterozygoten Tiere hatten somit keinen Selektionsvorteil, und das sagt auch das Computerergebnis. Die Fitnesswerte der beiden Heterozygoten liegen unter dem des Idh^+/Idh^+- Typs.

Somit verbleibt die Annahme von den coadaptierten Genblökken. Angenommen, der ursprüngliche Ly/D- Stamm (der Laborstamm) hätte am Ly- und am D- Chromosom Genblöcke entwikkelt, zu denen auch die Idh^+- Allele gehörten. Die Dichaete-Iversion habe durch weitgehende Verhinderung von crossing-over die Entstehung zweier solcher coadaptierter heterotischer Genblöcke begünstigt - den Genblock L für das Lyra-Chromosom und den Genblock D für das Dichaete- Chromosom.

So wie das Ly/D- System extrem heterotisch ist, so könnten in der Folge diese beiden Genblöcke $Gb._L$ und $Gb._D$ in etwas milderer Form heterotisch sein.

Der Genotyp $Gb._L$,Ly/$Gb._D$,D sollte somit vielen anderen (allen?) Kombinationen am Chromosom III der Ly/D- Stämme überlegen sein.
Wenn nun ein Fremdallel, wie z.B. das Allel Idh^F (das in anderen Linien durchaus selektiv von Vorteil sein kann), in diese coadaptierten Blöcke eindringt, so führt dies zu einer - wenn auch geringen - Fitnessminderung des Trägers. Die homozygoten Idh^F/Idh^F- Tiere müßten dann die geringste Fitness aufweisen, die heterozygoten Idh^F/Idh^+- Tiere schon eine wesentlich höhere, die homozygoten Idh^+/Idh^+- Tiere aber, die in Wirklichkeit die Träger der beiden coadaptierten heterotischen Genblöcke sind, die lediglich mit Hilfe der Elektrophorese nicht nachweisbar waren, die müßten die höchste Fitness haben.
Wie ist, wenn obige Vermutung stimmt, aber das Verhalten der Pgm- Allele erklärbar? Auch das Pgm^+- Allel, das ja im ursprünglichen Ly/D- Stamm vorhanden war und sehr nahe am Ly/D- Locus liegt (nur in anderer Richtung) müßte in allen Linien zunehmen, wenn es zu einem coadaptierten Genblock gehörte. Wie aus Abb. 25 ersichtlich ist, bleiben aber die Pgm- und Ly/D- Loci im Austausch-Ungleichgewicht. Hier könnte nur eine Untersuchung über mehr als nur 16 Generationen Klarheit schaffen. Die Rekombination zwischen dem Ly/D- und dem Pgm- Locus war mit $c_{♀} = 0{,}015$ zu gering, als daß sich innerhalb von 16 Generationen eine Verschiebung bemerkbar machen konnte. Diese Frage muß daher offen bleiben.
Die Vermutung, daß sich gewisse Genkombinationen an einem Chromosom nicht "vertragen", ist nicht absurd. So wurde bereits von SPERLICH (1969) ein merkwürdiger Fall bei Drosophila subobscura beschrieben. Zwei in der Natur vorkommende Inversionen eines Chromosoms, die voneinander unabhängig sind, konnten nicht gemeinsam nebeneinander an einem Chromosom beobachtet werden, trotz gezielter Kreuzungsversuche.

Hat es nun diese coadaptierten Genblöcke tatsächlich gege-

ben, so ist ein Vergleich der"Stärke"dieser Genblöcke interessant.Es wurde daher ein Vergleich zwischen den Frequenzen der Idh^F-tragenden Ly- und D- Chromosomen gemacht.

Tab.: 14 Chromosomenfrequenzen aller 4 Ly/D Linien im Schnitt pro Generation. Sie müßten in Summe wie 1:1 zueinander stehen.

F	Chromosomenfrequenzen	
	Idh^F,Ly	Idh^F,D
1	0,2450	0,2519
2	0,2569	0,2569
4	0,2482	0,2225
5	0,2232	0,2126
6	0,2017	0,2023
8	0,1832	0,2331
10	0,1604	0,1767
12	0,1479	0,1807
14	0,1300	0,1747
16	0,1049	0,1292
$\bar{F}$	0,1901 :	0,2041
	= 0,9314 :	1,0000

Die Frequenzen der Chromosomen, die das ("unerwünschte") Idh^F- Allel tragen, sind also annähernd gleichmäßig auf Ly und D verteilt. D.h. die durchschnittliche Frequenz von Idh^F,D ist etwas höher (1,0) wie diejenige von Idh^F,Ly (0,9314). Die kleine Verschiebung in Richtung Idh^F,D könnte darauf hinweisen, daß die coadaptierten Blöcke des Ly-Chromosoms etwas stärker waren, als diejenigen des D-Chromosoms.

Eine Überprüfung auf eine Genwechselwirkung zwischen Idh- und Pgm- Locus in den Ly/D Linien erscheint nicht angezeigt wegen der fast vollständig assoziativen Heterosis des Pgm-Locus.

Obiges Ergebnis darf so interpretiert werden, daß sowohl das Ly- als auch das D- Chromosom gleichermaßen eine "Abneigung" gegen das Allel Idh^F gezeigt haben. Eine Existenz coadaptierter Blöcke wie oben postuliert wurde, kann damit nicht widerlegt werden.

Extreme Fälle von Austausch-Ungleichgewicht, wie sie bisweilen beobachtet werden (SPERLICH u. FEUERBACH, 1969; SPERLICH u. FEUERBACH - MRAVLAG, 1974), konnten in dieser Arbeit an Hand des assoziativ heterotischen Pgm- Locus nachgewie-

sen werden.
Epistatische Wechselwirkungen durch coadaptierte Genblöcke konnten nicht direkt bewiesen werden, jedoch konnten zahlreiche Anhaltspunkte gefunden werden, die für eine solche Annahme sprechen.

V.4. Schlußbemerkungen :

Ein Teil dieser Arbeit befaßt sich mit der Suche nach einer Lösung eines 2 Locus Modells. Wie oben bereits erwähnt, kann es für ein populationsgenetisches 2 Locus Modell keine explizite Lösung geben. Trotzdem werden und wurden Verknüpfungsversuche von theoretischen populationsgenetischen Modellen und gefundenen experimentellen Resultaten in der Literatur bisweilen diskutiert. HARTL (1976) schreibt über die gegenseitigen Beeinflussungsmöglichkeiten von Modell und Versuchsansatz. KARLIN (1976) meint, daß Modelle Interpretationshilfen bieten können, mahnt aber zur Vorsicht: "... ich glaube, daß es ein Fehler ist, Daten zu testen oder quantitative Aussagen abzuleiten, die auf Formeln spezifischer Modelle beruhen." Anders formuliert EWENS (1976) dieses Problem:"Allzuoft stecken wir unsere Resultate in Formeln, welche von bestimmten Theorien abgeleitet wurden und schenken der Frage praktisch keine Aufmerksamkeit, ob diese Theorie geeignet erscheint für die Form der Daten, die wir verwenden." BODMER (1976) plädiert für den Versuch, populationsgenetische Modelle und gefundene Ergebnisse zu vergleichen. EWENS (1976) wiederum bezweifelt überhaupt, ob es möglich erscheint, genetisch bedingten Tod von zufälligem zu unterscheiden, also genetische Fitness schlechthin zu erkennen. Dieses Dilemma formuliert LEWONTIN (1974) etwas überspitzt: "To the present moment no one has succeeded in measuring with any accuracy the net fitness for any locus in any species in any environment."

VI. Zusammenfassung:

10 Experimentalpopulationen von Drosophila melanogaster wurden gestartet. 6 Populationen entsprachen hinsichtlich ihres äußeren Erscheinungsbildes dem Normalstamm "Oregon", starteten allerdings bezüglich der am linken Arm des Chromosoms III liegenden Allozymloci Pgm und Idh im extremen Austausch- Ungleichgewicht. 2 parallele Linien starteten jeweils mit dem Genotyp $Idh^F,Pgm^+/Idh^+,Pgm^S$ und mit vielfältigem genetischen Hintergrund. Die Allozyme Pgm^S und Pgm^+ bzw. Idh^F und Idh^+ wurden mit Hilfe der Stärkegelelektrophorese unterschieden. 2 Linien wurden in Cis- Stellung der Gene begonnen ($Idh^F,Pgm^S/Idh^+,Pgm^+$). Diese Linien hatten einen etwas ärmeren genetischen Hintergrund, wie die primären Trans- Linien.* Schließlich wurden nochmals 2 Trans- Linien gestartet mit noch weniger polymorphen Hintergrund, wie in den primären Trans- und in den sekundären Cis- Linien.
In allen 6 Linien war das Allel Idh^+ dem Allel Idh^F unterlegen, Idh^+ wurde einheitlich stark gegenselektioniert. Die Frequenz von Pgm^S nahm in allen Linien bis zur etwa 6. Generation ab, nahm dann aber wieder zu und kehrte zur ursprünglichen 50%-Marke zurück. Dieses Phänomen konnte mit Hilfe einer Simulation am Computer (2 Locus 2 Allel Modell) gedeutet werden. Das Allel Pgm^S dürfte beim Start der Linien mit einem Subvitalfaktor eng gekoppelt gewesen sein. In der Folge kam es zu Rekombinationen und - da weiters angenommen wurde, daß der Pgm- Locus balanciert war - zu einer "Frequenzumkehr" der Pgm- Allele.
Alle Allelfrequenzänderungen verliefen umso rascher, je ärmer der genetische Hintergrund der gestarteten Linie war. Alle Linien wurden bis zur 16. (2 Linien bis zur 17.) Folgegenerstion untersucht.

4 Linien von den 10 untersuchten waren phänotypisch Ly/D. Lyra/Dichaete sind zwei homozygot letale Marker für das Chromosom III von D. melanogaster. Ein Austausch zwischen den

*) Genetisch ärmer: Weniger Chromosomen in der Startgeneration.

beiden Genen ist nicht möglich, weil D in einer kleinen Inversion liegt. Der Ly/D- "Locus" liegt zwischen den Idh- und Pgm- Loci und zwar sehr nahe am Pgm- Locus. Die 4 gestarteten Linien hatten folgende Startgenotypen:

Ly/D CIS-1 startete mit $Idh^F,Ly,Pgm^S/Idh^+,D,Pgm^+$ - Tieren;
Ly/D CIS-2 - " - $Idh^+,Ly,Pgm^+/Idh^F,D,Pgm^S$ - Tieren;
Ly/D TRANS-3 - " - $Idh^F,Ly,Pgm^+/Idh^+,D,Pgm^S$ - Tieren;
Ly/D TRANS-4 - " - $Idh^+,Ly,Pgm^S/Idh^F,D,Pgm^+$ - Tieren;

Im Gegensatz zu den Ergebnissen der 6 CIS- und TRANS- Linien wurde in den Ly/D- Linien das Allel Idh^F stark gegenselektioniert und zwar einheitlich. Der Pgm- Locus blieb über die beobachteten 16 Generationen im totalen Austausch- Ungleichgewicht, was auf assoziative Heterosis zurückzuführen ist. Der Ly/D- Komplex ist mit einem Rekombinationswert von nur ca. 1 Centimorgan vom Pgm- Locus entfernt. Epistasis zwischen den Idh- und Pgm- Loci, d.h. eine deutliche Abweichung von der multiplikativen Fitnesswirkung, konnte nicht nachgewiesen werden.
Mit Hilfe von Computersimulationen und theoretischen Überlegungen wurde als Grund für die starke Gegenselektion des Idh^F- Allels in den Ly/D- Linien die Existenz starker coadaptierter heterotischer Genblöcke angenommen.

Rekombinationsversuche, die Abweichungen von bereits publizierten Werten zeigten, verstärken den Verdacht, wonach Selektion auf Grund coadaptierter Genblöcke vorliegt.

Computersimulationen mit einem Programm für ein einfaches 2 Locus 2 Allel Modell können keine expliziten Lösungen für ein Modell liefern, wohl aber gute Interpretationshilfen anbieten.

Erklärungsversuche für Änderungen in der genetischen Zusammensetzung von Populationen können keinen Anspruch auf Ausschließlichkeit erheben.

A N H A N G

Im ersten Teil des Anhanges (Seiten A0 bis A61) befinden sich die aufgelisteten Ergebnisse der experimentellen Untersuchungen. 3 Zahlen übereinander gehören jeweils zusammen. Die erste (oberste) Zahl ist die gefundene Absolutgröße eines Allels (Chromosoms, Genotyps). Die zweite Zahl ist die relative Häufigkeit (Frequenz) in der Stichprobe. Die dritte Zahl (die jeweils unterste) gibt das Konfidenzintervall an. Diese Zahl wurde berechnet nach der Formel für Konfidenzintervalle der Binomialverteilung. (= Konfidenzintervalle für Prozentzahlen). KREYSZIG (1975).

Lesebeispiel für die Seite A0 rechtes oberes Kästchen:

13 400
0.0325
0.0174

In der F_1 der TRANS-33 Linie waren Tiere mit dem Genotyp $Idh^+,Pgm^+/Idh^+,Pgm^S$ in einer Stichprobe von n=400 13 mal gefunden worden. Das entspricht einer Frequenz von 3,25%, die mit 95%er Wahrscheinlichkeit im Intervall $\pm$ 1,47% liegt.

Im zweiten Teil des Anhanges (Seiten A62 bis A68) befindet sich das Literaturverzeichnis.

Genotypen

F_1 STAMM	F F / S S	+ + / + +	F F / + +	+ + / S S	F + / S +	F + / + S	F F / + S	F + / + +	F + / S S	+ + / + S	Idh / n / Pgm
TRANS - 33	* * *	* * *	82 0.2050 0.0396	58 0.1450 0.0345	* * *	179 0.4475 0.0487	20 0.0500 0.0214	28 0.0700 0.0250	20 0.0500 0.0214	13 0.0325 0.0174	400
TRANS - 66	* * *	* * *	72 0.1800 0.0377	67 0.1675 0.0366	* * *	172 0.4300 0.0485	22 0.0550 0.0223	21 0.0525 0.0219	26 0.0650 0.0242	20 0.0500 0.0214	400
TRANS 33+66	* * *	* * *	154 0.1925 0.0273	125 0.1563 0.0252	* * *	351 0.4388 0.0344	42 0.0525 0.0155	49 0.0613 0.0166	46 0.0575 0.0161	33 0.0413 0.0138	800
CIS - A	53 0.1417 0.0357	68 0.1818 0.0391	* * *	* * *	173 0.4626 0.0505	* * *	21 0.0561 0.0233	17 0.0455 0.0211	9 0.0241 0.0155	33 0.0882 0.0287	374
CIS - B	68 0.1818 0.0391	51 0.1364 0.0348	* * *	* * *	176 0.4706 0.0506	* * *	19 0.0508 0.0223	15 0.0401 0.0199	24 0.0642 0.0248	21 0.0561 0.0233	374
CIS A+B	121 0.1618 0.0264	119 0.1591 0.0262	* * *	* * *	349 0.4666 0.0358	* * *	40 0.0535 0.0310	32 0.0428 0.0145	33 0.0441 0.0147	54 0.0722 0.0185	748
TRANS - A	* * *	* * *	104 0.2600 0.0430	39 0.0975 0.0291	* * *	178 0.4450 0.0487	28 0.0700 0.0250	18 0.0450 0.0203	9 0.0225 0.0145	24 0.0600 0.0233	400
TRANS - B	* * *	* * *	87 0.2175 0.0404	30 0.0750 0.0258	* * *	203 0.5075 0.0490	28 0.0700 0.0250	18 0.0450 0.0203	12 0.0300 0.0167	22 0.0550 0.0223	400
TRANS A+B	* * *	* * *	191 0.2388 0.0295	69 0.0863 0.0195	* * *	381 0.4763 0.0346	56 0.0700 0.0177	36 0.0450 0.0144	21 0.0263 0.0111	46 0.0575 0.0161	800

A 0

Chromosomen

F_1 STAMM	F / +	+ / S	F / S	+ / +	Idh / n Pgm
	391	328	40	41	800
TRANS - 33	0.4888	0.4100	0.0500	0.0513	
	0.0346	0.0341	0.0151	0.0153	
	359	352	48	41	800
TRANS - 66	0.4488	0.4400	0.0600	0.0513	
	0.0345	0.0344	0.0165	0.0153	
	750	680	88	82	1600
TRANS 33+66	0.4688	0.4250	0.0550	0.0513	
	0.0245	0.0242	0.0112	0.0108	
	38	42	309	359	748
CIS - A	0.0508	0.0561	0.4131	0.4799	
	0.0157	0.0165	0.0353	0.0358	
	34	45	355	314	748
CIS - B	0.0455	0.0602	0.4746	0.4198	
	0.0149	0.0170	0.0358	0.0354	
	72	87	664	673	1496
CIS A+B	0.0481	0.0582	0.4439	0.4499	
	0.0108	0.0119	0.0252	0.0252	
	432	289	37	42	800
TRANS - A	0.5400	0.3613	0.0463	0.0525	
	0.0346	0.0333	0.0146	0.0155	
	423	297	40	40	800
TRANS - B	0.5288	0.3713	0.0500	0.0500	
	0.0346	0.0335	0.0151	0.0151	
	855	586	77	82	1600
TRANS A+B	0.5344	0.3663	0.0481	0.0513	
	0.0244	0.0236	0.0105	0.0108	

Allele

IDH F	IDH +	PGM S	PGM +	n
431	369	368	432	800
0.5388	0.4613	0.4600	0.5400	
0.0345	0.0345	0,0345	0.0345	
407	393	400	400	800
0.5088	0.4913	0.5000	0.5000	
0.0346	0.0346	0.0346	0.0346	
838	762	768	832	1600
0.5238	0.4763	0.4800	0.5200	
0.0245	0.0245	0.0245	0.0245	
347	401	351	397	748
0.4639	0.5361	0.4693	0.5307	
0.0357	0.0357	0.0358	0.0358	
389	359	400	348	748
0.5201	0.4799	0.5348	0.4652	
0.0358	0.0358	0.0357	0.0357	
736	760	751	745	1496
0.4920	0.5080	0.5020	0.4980	
0.0253	0.0253	0.0253	0.0253	
469	331	326	474	800
0.5863	0.4138	0.4075	0.5925	
0.0341	0.0341	0.0341	0.0341	
463	337	337	463	800
0.5788	0.4213	0.4213	0.5788	
0.0342	0.0342	0.0342	0.0342	
932	668	663	937	1600
0.5825	0.4175	0.4144	0.5856	
0.0242	0.0242	0.0241	0.0241	

Genotypen

F_2 STAMM	F F / S S	+ + / + +	F F / + +	+ + / S S	F + / S +	F + / + S	F F / + S	F + / + +	F + / S S	+ + / + S	← Idh / n ← Pgm
TRANS - 33	1	1	52	33		127	30	15	22	19	300
	0.0033	0.0033	0.1733	0.1100	* * *	0.4233	0.1000	0.0500	0.0733	0.0633	
	0.0065	0.0065	0.0428	0.0354		0.0559	0.0339	0.0247	0.0295	0.0276	
TRANS - 66			69	34		124	26	14	14	19	300
	* * *	* * *	0.2300	0.1133	* * *	0.4133	0.0867	0.0467	0.0467	0.0633	
			0.0476	0.0359		0.0557	0.0318	0.0239	0.0239	0.0276	
TRANS 33+66	1	1	121	67		251	56	29	36	38	600
	0.0017	0.0017	0.2017	0.1117	* * *	0.4183	0.0933	0.0483	0.0600	0.0633	
	0.0033	0.0033	0.0321	0.0252		0.0395	0.0233	0.0172	0.0190	0.0195	
CIS - A	28	47	2		140		26	19	18	19	299
	0.0936	0.1572	0.0067	* * *	0.4682	* * *	0.0870	0.0635	0.0602	0.0635	
	0.0330	0.0413	0.0092		0.0566		0.0319	0.0277	0.0270	0.0277	
CIS - B	45	43			140		22	15	17	16	298
	0.1510	0.1443	* * *	* * *	0.4698	* * *	0.0738	0.0503	0.0570	0.0537	
	0.0407	0.0399			0.0567		0.0297	0.0248	0.0263	0.0256	
CIS A+B	73	90	2		280		48	34	35	35	597
	0.1223	0.1508	0.0034	* * *	0.4690	* * *	0.0804	0.0570	0.0586	0.0586	
	0.0263	0.0287	0.0046		0.0400		0.0218	0.0218	0.0188	0.0188	
TRANS - A	1	1	75	22		118	31	16	20	16	300
	0.0330	0.0330	0.2500	0.0733	* * *	0.3933	0.1033	0.0533	0.0667	0.0533	
	0.0065	0.0065	0.0490	0.0295		0.0553	0.0344	0.0254	0.0282	0.0254	
TRANS - B		3	72	26		129	33	18	8	11	300
	* * *	0.0100	0.2400	0.0867	* * *	0.4300	0.1100	0.0600	0.0267	0.0367	
		0.0113	0.0483	0.0318		0.0560	0.0354	0.0269	0.0182	0.0213	
TRANS A+B	1	4	147	48		247	64	34	28	27	600
	0.0170	0.0067	0.2450	0.0800	* * *	0.4117	0.1067	0.0567	0.0467	0.0450	
	0.0033	0.0065	0.0344	0.0217		0.0394	0.0247	0.0185	0.0169	0.0166	

Chromosomen

F_2 STAMM	F / +	+ / S	F / S	+ / +	Idh / n / Pgm
TRANS - 33	276	234	54	36	600
	0.4600	0.3900	0.0900	0.0600	
	0.0399	0.0390	0.0229	0.0190	
TRANS - 66	302	225	40	33	600
	0.5033	0.3750	0.0667	0.0550	
	0.0400	0.0387	0.0200	0.0182	
TRANS 33+66	578	459	94	69	1200
	0.4817	0.3825	0.0783	0.0575	
	0.0283	0.0275	0.0152	0.0132	
CIS - A	49	37	240	272	598
	0.0819	0.0619	0.4013	0.4548	
	0.0220	0.0193	0.0393	0.0399	
CIS - B	37	33	269	257	596
	0.0621	0.0554	0.4513	0.4312	
	0.0194	0.0184	0.0400	0.0398	
CIS A+B	86	70	509	529	1194
	0.0720	0.0586	0.4263	0.4430	
	0.0147	0.0133	0.0281	0.0282	
TRANS - A	315	198	53	34	600
	0.5250	0.3300	0.0883	0.0567	
	0.0400	0.0376	0.0227	0.0185	
TRANS - B	324	200	41	35	600
	0.5400	0.3333	0.0683	0.0583	
	0.0399	0.0377	0.0202	0.0188	
TRANS A+B	639	398	94	69	1200
	0.5325	0.3317	0.0783	0.0575	
	0.0282	0.0266	0.0152	0.0132	

Allele

IDH / F	IDH / +	PGM / S	PGM / +	n
330	270	288	312	600
0.5500	0.4500	0.4800	0.5200	
0.0398	0.0398	0.0400	0.0400	
342	258	265	335	600
0.5700	0.4300	0.4417	0.5583	
0.0396	0.0396	0.0397	0.0397	
672	528	553	647	1200
0.5600	0.4400	0.4608	0.5392	
0.0281	0.0281	0.0282	0.0282	
289	309	277	321	598
0.4833	0.5167	0.4632	0.5368	
0.0401	0.0401	0.0400	0.0400	
306	290	302	294	596
0.5134	0.4866	0.5067	0.4933	
0.0410	0.0410	0.0410	0.0410	
595	599	579	615	1194
0.4983	0.5017	0.4849	0.5151	
0.0284	0.0284	0.0283	0.0283	
368	232	251	349	600
0.6133	0.3867	0.4183	0.5817	
0.0390	0.0390	0.0395	0.0395	
365	235	241	359	600
0.6083	0.3917	0.4017	0.5983	
0.0391	0.0391	0.0392	0.0392	
733	467	492	708	1200
0.6108	0.3892	0.4100	0.5900	
0.0276	0.0276	0.0278	0.0278	

Genotypen

F_3 STAMM	F F / S S	+ + / + +	F F / + +	+ + / S S	F + / S S	F + / + S	F F / + S	F + / + +	F + / S S	+ + / + S	Idh / n / Pgm
	1		18	14		48	11	8	9	4	113
TRANS - 33	0.0088	* * *	0.1593	0.1239	* * *	0.4248	0.0973	0.0708	0.0796	0.0354	
	0.0173		0.0675	0.0607		0.0911	0.0547	0.0473	0.0499	0.0354	
		1	22	9	2	41	9	8	7	11	110
TRANS - 66	* * *	0.0091	0.2000	0.0818	0.0182	0.3727	0.0818	0.0727	0.0636	0.1000	
		0.0177	0.0748	0.0512	0.0250	0.0904	0.0512	0.0485	0.0456	0.0561	
	1	1	40	23	2	89	20	16	16	15	223
TRANS 33+66	0.0045	0.0045	0.1794	0.1031	0.0090	0.3991	0.0897	0.0717	0.0717	0.0673	
	0.0088	0.0088	0.0504	0.0399	0.0124	0.0375	0.0375	0.0339	0.0339	0.0329	
	18	21		1	47		5	5	10	4	111
CIS - A	0.1622	0.1892	* * *	0.0090	0.4234	* * *	0.0450	0.0450	0.0901	0.0360	
	0.0686	0.0729		0.0176	0.0919		0.0386	0.0386	0.0533	0.0347	
	12	20	1	1	29		13	11	14	8	109
CIS - B	0.1101	0.1835	0.0092	0.0092	0.2661	* * *	0.1193	0.1009	0.1284	0.0545	
	0.0588	0.0515	0.0179	0.0179	0.0830		0.0608	0.0565	0.0628	0.0300	
	30	41	1	2	76		18	16	24	12	220
CIS A+B	0.1364	0.1864	0.0045	0.0091	0.3455	* * *	0.0818	0.0727	0.1091	0.0545	
	0.0453	0.0515	0.0089	0.0125	0.0628		0.0362	0.0343	0.0412	0.0300	
	1		18	8	1	51	9	13	4	4	109
TRANS - A	0.0092	* * *	0.1651	0.0734	0.0092	0.4679	0.0826	0.1193	0.0367	0.0367	
	0.0179		0.0697	0.0490	0.0179	0.0937	0.0517	0.0608	0.0353	0.0353	
			23	4	1	37	15	11	5	8	104
TRANS - B	* * *	* * *	0.2212	0.0385	0.0096	0.3558	0.1442	0.1058	0.0481	0.0769	
			0.0798	0.0370	0.0188	0.0920	0.0675	0.0591	0.0411	0.0512	
	1		41	12	2	88	24	24	9	12	213
TRANS A+B	0.0047	* * *	0.1925	0.0563	0.0094	0.4131	0.1127	0.1127	0.0423	0.0563	
	0.0092		0.0529	0.0310	0.0130	0.0661	0.0425	0.0425	0.0270	0.0310	

F_3 STAMM	Chromosomen F / +	+ / S	F / S	+ / +	Idh n Pgm	Allele IDH F	IDH +	PGM S	PGM +	n
TRANS - 33	103	89	22	12	226	125	101	111	115	226
	0.4558	0.3938	0.0973	0.0531		0.5531	0.4469	0.4912	0.5088	
	0.0649	0.0637	0.0386	0.0292		0.0648	0.0648	0.0652	0.0652	
TRANS - 66	102	77	18	23	220	120	100	95	125	220
	0.4636	0.3500	0.0818	0.1045		0.5455	0.4545	0.4318	0.5682	
	0.0659	0.0630	0.0362	0.0404		0.0658	0.0658	0.0655	0.0655	
TRANS 33+66	205	166	40	35	446	245	201	206	240	446
	0.4596	0.3722	0.0897	0.0785		0.5493	0.4507	0.4619	0.5381	
	0.0463	0.0449	0.0265	0.0250		0.0462	0.0462	0.0463	0.0463	
CIS - A	10	16	98	98	222	108	114	114	108	222
	0.0450	0.0721	0.4414	0.4414		0.4865	0.5135	0.5135	0.4865	
	0.0273	0.0340	0.0653	0.0653		0.0657	0.0657	0.0657	0.0657	
CIS - B	26	24	80	88	218	106	112	104	114	218
	0.1193	0.1101	0.3670	0.4037		0.4862	0.5138	0.4771	0.5229	
	0.0430	0.0416	0.0640	0.0651		0.0663	0.0663	0.0663	0.0663	
CIS A+B	36	40	178	186	440	214	226	218	222	440
	0.0818	0.0909	0.4045	0.4227		0.4864	0.5136	0.4955	0.5045	
	0.0256	0.0269	0.0459	0.0462		0.0467	0.0467	0.0467	0.0467	
TRANS - A	109	75	16	18	218	125	93	91	127	218
	0.5000	0.3440	0.0734	0.0826		0.5734	0.4266	0.4174	0.5826	
	0.0664	0.0631	0.0346	0.0365		0.0657	0.0657	0.0655	0.0655	
TRANS - B	109	58	21	20	208	130	78	79	129	208
	0.5240	0.2788	0.1010	0.0962		0.6250	0.3750	0.3798	0.6202	
	0.0679	0.0609	0.0409	0.0401		0.0658	0.0658	0.0660	0.0660	
TRANS A+B	218	133	37	38	426	255	171	170	256	426
	0.5117	0.3122	0.0869	0.0892		0.5986	0.4014	0.3991	0.6009	
	0.0475	0.0440	0.0267	0.0271		0.0465	0.0465	0.0465	0.0465	

Genotypen

F_4 STAMM	F F / S S	+ + / + +	F F / + +	+ + / S S	F + / S +	F + / + S	F F / + S	F + / + +	F + / S S	+ + / + S	← Idh n ← Pgm
TRANS - 33	1	1	18	14	5	46	14	9	7	5	120
	0.0083	0.0083	0.1500	0.1167	0.0417	0.3833	0.1167	0.0750	0.0583	0.0417	
	0.0163	0.0163	0.0639	0.0574	0.0358	0.0870	0.0574	0.0471	0.0419	0.0358	
TRANS - 66	2	1	37	12	2	36	9	10	9	7	125
	0.0160	0.0080	0.2960	0.0960	0.0160	0.2880	0.0720	0.0800	0.0720	0.0560	
	0.0220	0.0156	0.0800	0.0516	0.0220	0.0794	0.0453	0.0476	0.0453	0.0403	
TRANS 33+66	3	2	55	26	7	82	23	19	16	12	245
	0.0122	0.0082	0.2245	0.1061	0.0286	0.3347	0.0939	0.0776	0.0653	0.0490	
	0.0138	0.0113	0.0522	0.0386	0.0209	0.0591	0.0365	0.0335	0.0309	0.0270	
CIS - A	12	9	2	* * *	39	6	13	5	7	7	100
	0.1200	0.0900	0.0200		0.3900	0.0600	0.1300	0.0500	0.0700	0.0700	
	0.0637	0.0561	0.0274		0.0956	0.0466	0.0659	0.0427	0.0500	0.0500	
CIS - B	11	16	3	* * *	32	1	17	8	4	8	100
	0.1100	0.1600	0.0300		0.3200	0.0100	0.1700	0.0800	0.0400	0.0800	
	0.0613	0.0719	0.0334		0.0914	0.0195	0.0736	0.0532	0.0384	0.0532	
CIS A+B	23	25	5	* * *	71	7	30	13	11	15	200
	0.1150	0.1250	0.0250		0.3550	0.0350	0.1500	0.0650	0.0550	0.0750	
	0.0442	0.0458	0.0216		0.0663	0.0255	0.0495	0.0342	0.0316	0.0365	
TRANS - A	* * *	3	26	11	5	47	15	16	5	7	135
		0.0220	0.1926	0.0815	0.0370	0.3481	0.1111	0.1185	0.0370	0.0519	
		0.0249	0.0665	0.0461	0.0319	0.0804	0.0530	0.0545	0.0319	0.0374	
TRANS - B	1	3	30	9	4	40	10	10	6	9	122
	0.0082	0.0246	0.2459	0.0738	0.0328	0.3279	0.0820	0.0820	0.0492	0.0738	
	0.0160	0.0275	0.0764	0.0464	0.0316	0.0833	0.0487	0.0487	0.0384	0.0464	
TRANS A+B	1	6	56	20	9	87	25	26	11	16	257
	0.0039	0.0233	0.2179	0.0778	0.0350	0.3385	0.0973	0.1012	0.0428	0.0623	
	0.0076	0.0185	0.0505	0.0328	0.0225	0.0579	0.0362	0.0369	0.0247	0.0295	

Chromosomen

F_4 STAMM	F / +	+ / S	F / S	+ / +	Idh n Pgm
TRANS - 33	105	86	28	21	240
	0.4375	0.3583	0.1167	0.0875	
	0.0628	0.0607	0.0406	0.0357	
TRANS - 66	129	76	24	21	250
	0.5160	0.3040	0.0960	0.0840	
	0.0619	0.0570	0.0365	0.0344	
TRANS 33+66	234	162	52	42	490
	0.4776	0.3306	0.1061	0.0857	
	0.0442	0.0417	0.0273	0.0248	
CIS - A	28	20	83	69	200
	0.1400	0.1000	0.4150	0.3450	
	0.0481	0.0416	0.0683	0.0659	
CIS - B	32	13	75	80	200
	0.1600	0.0650	0.3750	0.4000	
	0.0508	0.0342	0.0671	0.0679	
CIS A+B	60	33	158	149	400
	0.0150	0.0825	0.3950	0.3725	
	0.0350	0.0270	0.0479	0.0474	
TRANS - A	130	81	25	34	270
	0.4815	0.3000	0.0926	0.1259	
	0.0596	0.0547	0.0346	0.0396	
TRANS - B	120	73	22	29	244
	0.4918	0.2992	0.0902	0.1189	
	0.0627	0.0575	0.0359	0.0406	
TRANS A+B	250	154	47	63	514
	0.4864	0.2996	0.0914	0.1226	
	0.0432	0.0396	0.0249	0.0284	

Allele

IDH F	IDH +	PGM S	PGM +	n
133	107	114	126	240
0.5542	0.4458	0.4750	0.5250	
0.0629	0.0629	0.0632	0.0632	
153	97	100	150	250
0.6120	0.3880	0.4000	0.6000	
0.0604	0.0604	0.0607	0.0607	
286	204	214	276	490
0.5837	0.4163	0.4367	0.5633	
0.0436	0.0436	0.0439	0.0439	
111	89	103	97	200
0.5550	0.4450	0.5150	0.4850	
0.0689	0.0689	0.0603	0.0693	
107	93	88	112	200
0.5350	0.4650	0.4400	0.5600	
0.0691	0.0691	0.0688	0.0688	
218	182	191	209	400
0.5450	0.4550	0.4775	0.5225	
0.0488	0.0488	0.0490	0.0490	
155	115	106	164	270
0.5741	0.4559	0.3926	0.6074	
0.0590	0.0590	0.0582	0.0582	
142	102	95	149	244
0.4820	0.4180	0.3893	0.6107	
0.0619	0.0619	0.0612	0.0612	
297	217	201	313	514
0.5778	0.4222	0.3911	0.6089	
0.0427	0.0427	0.0422	0.0422	

Genotypen

F_6 STAMM	F F / S S	+ + / + +	F F / + +	+ + / S S	F + / S +	F + / + S	F F / + S	F + / + +	F + / S S	+ + / + S	← Idh / n / ← Pgm
	4	1	23	12	10	24	19	11	10	10	124
TRANS - 33	0.0323	0.0081	0.1855	0.0968	0.0806	0.1935	0.1532	0.0887	0.0806	0.0806	
	0.0311	0.0157	0.0684	0.0520	0.0479	0.0695	0.0634	0.0500	0.0479	0.0479	
	2	3	17	9	8	41	13	13	7	11	124
TRANS - 66	0.0161	0.0242	0.1371	0.0726	0.0645	0.3306	0.1048	0.1048	0.0565	0.0887	
	0.0222	0.027	0.0605	0.0457	0.0432	0.0828	0.0539	0.0639	0.0406	0.0500	
	6	4	40	21	18	65	32	24	17	21	248
TRANS 33+66	0.0242	0.0161	0.1613	0.0847	0.0726	0.0547	0.1290	0.0968	0.0685	0.0847	
	0.0191	0.0157	0.0458	0.0346	0.0323	0.0547	0.0417	0.0386	0.0314	0.0346	
	19	15	1	5	34	4	18	10	12	4	122
CIS - A	0.1557	0.1230	0.0082	0.0410	0.2787	0.0328	0.1475	0.0820	0.0984	0.0328	
	0.0643	0.0583	0.0160	0.0352	0.0796	0.0316	0.0629	0.0487	0.0528	0.0316	
	8	17	7		29	5	18	16	11	13	124
CIS - B	0.0645	0.1371	0.0565	* * *	0.2339	0.0403	0.1452	0.1230	0.0887	0.1048	
	0.0432	0.0605	0.0406		0.0745	0.0346	0.0620	0.0590	0.0500	0.0439	
	27	32	8	5	63	9	36	26	23	17	246
CIS A+B	0.1098	0.1301	0.0325	0.0203	0.2561	0.0366	0.1463	0.1057	0.0935	0.0691	
	0.0391	0.0420	0.0222	0.0176	0.0545	0.0235	0.0442	0.0384	0.0364	0.0317	
		2	27	10	13	21	15	20	2	11	121
TRANS - A	* * *	0.0165	0.2231	0.0826	0.1074	0.1736	0.1240	0.1653	0.0165	0.0909	
		0.0227	0.0742	0.0491	0.0552	0.0675	0.0587	0.0662	0.0227	0.0512	
	5	6	20	4	14	24	24	16	8	12	133
TRANS - B	0.0376	0.0451	0.1504	0.0301	0.1053	0.1805	0.1805	0.1203	0.0602	0.0902	
	0.0323	0.0353	0.0607	0.0290	0.0522	0.0654	0.0654	0.0553	0.0404	0.0487	
	5	8	47	14	27	45	39	36	10	23	254
TRANS A+B	0.0197	0.0315	0.1850	0.0551	0.1063	0.1772	0.1536	0.1417	0.0394	0.0906	
	0.0171	0.0215	0.0478	0.0281	0.0379	0.0470	0.0443	0.0429	0.0239	0.0353	

Chromosomen

F_6 STAMM	F / +	+ / S	F / S	+ / +	Idh n Pgm
TRANS - 33	100	68	47	33	248
	0.4032	0.2742	0.1895	0.1331	
	0.0611	0.0555	0.0488	0.0423	
TRANS - 66	101	77	32	38	248
	0.4073	0.3105	0.1290	0.1532	
	0.0612	0.0576	0.0417	0.0448	
TRANS 33+66	201	145	79	71	496
	0.4052	0.2923	0.1593	0.1431	
	0.0432	0.0400	0.0322	0.0308	
CIS - A	34	30	102	78	244
	0.1394	0.1230	0.4180	0.3197	
	0.0435	0.0412	0.0619	0.0585	
CIS - B	53	29	74	92	248
	0.2137	0.1169	0.2974	0.3710	
	0.0510	0.0400	0.0569	0.0601	
CIS A+B	87	59	176	170	492
	0.1768	0.1199	0.3577	0.3455	
	0.0337	0.0287	0.0424	0.0420	
TRANS - A	110	54	30	48	242
	0.4545	0.2231	0.1240	0.1983	
	0.0627	0.0525	0.0415	0.0502	
TRANS - B	104	52	56	54	266
	0.3910	0.1955	0.2105	0.2030	
	0.0586	0.0477	0.0490	0.0483	
TRANS A+B	214	106	86	102	508
	0.4213	0.2087	0.1693	0.2008	
	0.0429	0.0353	0.0326	0.0348	

Allele

IDH F	IDH +	PGM S	PGM +	n
147	101	115	133	248
0.5927	0.4073	0.4637	0.5363	
0.0612	0.0612	0.0621	0.0621	
133	115	109	139	248
0.5363	0.4637	0.4395	0.5605	
0.0621	0.0621	0.0618	0.0618	
280	216	224	272	496
0.5645	0.4355	0.4516	0.5484	
0.0436	0.0436	0.0438	0.0438	
136	108	132	112	244
0.5574	0.4426	0.5410	0.4590	
0.0623	0.0623	0.0625	0.0625	
127	121	103	145	248
0.5121	0.4879	0.4153	0.5847	
0.0622	0.0622	0.0613	0.0613	
263	229	235	257	492
0.5346	0.4654	0.4776	0.5224	
0.0441	0.0441	0.0441	0.0441	
140	102	84	158	242
0.5785	0.4215	0.3471	0.6529	
0.0622	0.0622	0.0600	0.0600	
160	106	108	158	266
0.6015	0.3985	0.4060	0.5940	
0.0588	0.0588	0.0590	0.0590	
300	208	192	316	508
0.5906	0.4094	0.3780	0.6220	
0.0428	0.0428	0.0422	0.0422	

Genotypen

F_8 STAMM	F F / S S	+ + / + +	F F / + +	+ + / S S	F + / S +	F + / + S	F F / + S	F + / + +	F + / S S	+ + / + S	← Idh / n ← Pgm
TRANS - 33	5	1	18	10	10	24	13	12	8	17	118
	0.0424	0.0085	0.1525	0.0847	0.0847	0.2034	0.1102	0.1017	0.0678	0.1441	
	0.0363	0.0165	0.0649	0.0503	0.0503	0.0726	0.0565	0.0545	0.0454	0.0634	
TRANS - 66	5	2	11	4	10	12	25	20	9	13	111
	0.0450	0.0180	0.0991	0.0360	0.0901	0.1081	0.2252	0.1802	0.0811	0.1171	
	0.0386	0.0247	0.0556	0.0347	0.0533	0.0578	0.0777	0.0715	0.0508	0.0598	
TRANS 33+66	10	3	29	14	20	36	38	32	17	30	229
	0.0437	0.0131	0.1266	0.0873	0.0873	0.1572	0.1659	0.1397	0.0742	0.1310	
	0.0265	0.0147	0.0431	0.0310	0.0366	0.0471	0.0482	0.0499	0.0340	0.0437	
CIS - A	9	7	10	2	31	8	22	19	7	8	123
	0.0732	0.0569	0.0813	0.0163	0.2520	0.0650	0.1789	0.1545	0.0569	0.0650	
	0.0460	0.0409	0.0483	0.0224	0.0767	0.0436	0.0677	0.0639	0.0409	0.0436	
CIS - B	13	16	15		32	5	14	23	11	6	135
	0.0963	0.1185	0.1111	* * *	0.2370	0.0370	0.1037	0.1704	0.0815	0.0444	
	0.0498	0.0545	0.0530		0.0717	0.0319	0.0514	0.0634	0.0461	0.0348	
CIS A+B	22	23	25	2	63	13	36	42	18	14	258
	0.0853	0.0891	0.0969	0.0078	0.2442	0.0504	0.1395	0.1628	0.0698	0.0543	
	0.0341	0.0348	0.0361	0.0107	0.0524	0.0267	0.0423	0.0450	0.0311	0.0276	
TRANS - A	2	3	30		10	19	12	12	6	8	102
	0.0196	0.0294	0.2941	* * *	0.0877	0.1863	0.1176	0.1176	0.0588	0.0784	
	0.0269	0.0238	0.0884		0.0677	0.0756	0.0625	0.0625	0.0457	0.0522	
TRANS - B	3	2	18	3	10	24	26	19	7	2	114
	0.0263	0.0175	0.1579	0.0263	0.0877	0.2105	0.2281	0.1667	0.0614	0.0175	
	0.0294	0.0241	0.0669	0.0294	0.0519	0.0748	0.0770	0.0684	0.0441	0.0241	
TRANS A+B	5	5	48	3	20	43	38	31	13	10	216
	0.0231	0.0231	0.2222	0.0139	0.0926	0.1991	0.1759	0.1435	0.0602	0.0463	
	0.0201	0.0201	0.0554	0.0156	0.0387	0.0533	0.0508	0.0468	0.0317	0.0280	

Chromosomen

F_8 STAMM	F / +	+ / S	F / S	+ / +	Idh / Pgm	n
TRANS - 33	85	69	41	41		236
	0.3602	0.2924	0.1737	0.1737		
	0.0612	0.0580	0.0483	0.0483		
TRANS - 66	79	42	54	47		222
	0.3559	0.1892	0.2432	0.2117		
	0.0630	0.0515	0.0564	0.0537		
TRANS 33+66	164	111	95	88		458
	0.3581	0.2424	0.2074	0.1921		
	0.0439	0.0392	0.0371	0.0361		
CIS - A	69	27	78	72		246
	0.2805	0.1098	0.3171	0.2927		
	0.0561	0.0391	0.0582	0.0569		
CIS - B	72	22	83	93		270
	0.2667	0.0815	0.3074	0.3444		
	0.0527	0.0326	0.0550	0.0567		
CIS A+B	141	49	161	165		516
	0.2733	0.0950	0.3120	0.3198		
	0.0385	0.0253	0.0400	0.0402		
TRANS - A	103	33	32	36		204
	0.5045	0.1618	0.1569	0.1765		
	0.0686	0.0505	0.0499	0.0523		
TRANS - B	105	39	49	35		228
	0.4605	0.1711	0.2149	0.1535		
	0.0647	0.0489	0.0533	0.0468		
TRANS A+B	208	72	81	71		432
	0.4815	0.1667	0.1875	0.1644		
	0.0471	0.0351	0.0368	0.0349		

Allele

IDH F	IDH +	PGM S	PGM +	n
126	110	110	126	236
0.5339	0.4661	0.4661	0.5339	
0.0636	0.0636	0.0636	0.0636	
133	89	96	126	222
0.5991	0.4009	0.4324	0.5676	
0.0645	0.0645	0.0652	0.0652	
259	199	206	252	458
0.5655	0.4345	0.4498	0.5502	
0.0454	0.0454	0.0456	0.0456	
147	99	105	141	246
0.5976	0.4024	0.4268	0.5732	
0.0613	0.0613	0.0618	0.0618	
155	115	105	165	270
0.5741	0.4259	0.3889	0.6111	
0.0590	0.0590	0.0581	0.0581	
302	214	210	306	516
0.5853	0.4147	0.4070	0.5930	
0.0425	0.0425	0.0424	0.0424	
135	69	65	139	204
0.6618	0.3382	0.3186	0.6814	
0.0649	0.0649	0.0639	0.0639	
154	74	88	140	228
0.6754	0.3246	0.3860	0.6140	
0.0608	0.0608	0.0632	0.0632	
289	143	153	279	432
0.6690	0.3310	0.3542	0.6458	
0.0444	0.0444	0.0451	0.0451	

Genotypen

F_{10} STAMM	F F / S S	+ + / + +	F F / + +	+ + / S S	F + / S +	F + / + S	F F / + S	F + / + +	F + / S S	+ + / + S	← Idh / n ← Pgm
	4	4	12	2	12	35	17	12	6	12	116
TRANS - 33	0.0345	0.0345	0.1034	0.0172	0.1034	0.3017	0.1466	0.1034	0.0517	0.1034	
	0.0332	0.0332	0.0554	0.0237	0.0554	0.0835	0.0644	0.0554	0.0403	0.0554	
	6	5	18	5	6	28	16	12	9	8	113
TRANS - 66	0.0531	0.0442	0.1593	0.0442	0.0531	0.2478	0.1416	0.1062	0.0796	0.0708	
	0.0413	0.0379	0.0675	0.0379	0.0413	0.0796	0.0643	0.0678	0.0499	0.0473	
	10	9	30	7	18	63	33	24	15	20	229
TRANS 33+66	0.0437	0.0393	0.1310	0.0306	0.0786	0.2751	0.1441	0.1048	0.0655	0.0873	
	0.0265	0.0252	0.0437	0.0223	0.0349	0.0587	0.0455	0.0397	0.0320	0.0366	
	13	5	12	1	17	7	28	19	5	4	111
CIS - A	0.1171	0.0450	0.1081	0.0090	0.1532	0.0631	0.2523	0.1712	0.0450	0.0360	
	0.0598	0.0386	0.0578	0.0176	0.0452	0.0631	0.0808	0.0701	0.0386	0.0347	
	11	9	6	3	19	14	21	21	6	5	115
CIS - B	0.0957	0.0783	0.0522	0.0261	0.1652	0.1217	0.1826	0.1826	0.0522	0.0435	
	0.0538	0.0491	0.0406	0.0291	0.0679	0.0598	0.0706	0.0706	0.0406	0.0435	
	24	14	18	4	36	21	49	40	11	9	226
CIS A+B	0.1062	0.0619	0.0796	0.0177	0.1593	0.0929	0.2168	0.1770	0.0487	0.0398	
	0.0402	0.0314	0.0353	0.0172	0.0477	0.0379	0.0537	0.0498	0.0281	0.0255	
TRANS - A										Keine Stichproben aus den TRANS-Stämmen	
TRANS - B											
TRANS A+B											

A 12

Chromosomen

F_{10} STAMM	F / +	+ / S	F / S	+ / +	Idh / n Pgm
TRANS - 33	88 0.3793 0.0624	57 0.2457 0.0554	43 0.1853 0.0500	44 0.1897 0.0504	232
TRANS - 66	92 0.4071 0.0641	55 0.2434 0.0559	43 0.1903 0.0512	36 0.0477 0.0477	226
TRANS 33+66	180 0.3930 0.0447	112 0.2445 0.0394	86 0.1878 0.0358	80 0.1747 0.0348	458
CIS - A	78 0.3514 0.0628	18 0.0811 0.0359	76 0.3423 0.0624	50 0.2252 0.0550	222
CIS - B	68 0.2957 0.0590	31 0.1348 0.0441	68 0.2957 0.0590	63 0.2739 0.0576	230
CIS A+B	146 0.3230 0.0431	49 0.1084 0.0287	144 0.3186 0.0430	113 0.2500 0.0399	452
TRANS - A					
TRANS - B					
TRANS A+B					

Allele

IDH F	IDH +	PGM S	PGM +	n
131 0.5647 0.0638	101 0.4310 0.0638	100 0.4310 0.0637	132 0.5690 0.0637	232
135 0.5973 0.0639	91 0.4027 0.0639	98 0.4336 0.0646	128 0.5664 0.0646	226
266 0.5808 0.0452	192 0.4192 0.0452	198 0.4323 0.0454	260 0.5677 0.0454	458
154 0.6937 0.0606	68 0.3063 0.0606	94 0.4234 0.0650	128 0.5766 0.0650	222
136 0.5913 0.0635	94 0.4087 0.0635	99 0.4304 0.0640	131 0.5696 0.0640	230
290 0.6416 0.0442	162 0.3584 0.0442	193 0.4270 0.0456	259 0.5730 0.0456	452
		Stämmen.	Keine Stichprobenentnahme in den TRANS-A,B-	

Genotypen

F_{14} STAMM	F F / S S	+ + / + +	F F / + +	+ + / S S	F + / S +	F + / + S	F F / + S	F + / + +	F + / S S	+ + / + S	Idh / n Pgm
TRANS - 33	6	1	9	12	12	20	13	13	11	15	112
	0.0636	0.0089	0.0804	0.1071	0.1071	0.1786	0.1161	0.1161	0.0982	0.1339	
	0.0417	0.0174	0.0503	0.0573	0.0573	0.0709	0.0593	0.0593	0.0551	0.0631	
TRANS - 66	2	8	17	3	9	28	19	14	9	10	119
	0.0168	0.0672	0.1429	0.0252	0.0756	0.2353	0.1597	0.1176	0.0756	0.0840	
	0.0231	0.0450	0.0629	0.0282	0.0475	0.0762	0.0658	0.0579	0.0475	0.0498	
TRANS 33+66	8	9	26	15	21	48	32	27	20	25	231
	0.0346	0.0390	0.1126	0.0649	0.0909	0.2078	0.1385	0.1169	0.0866	0.1082	
	0.0236	0.0250	0.0408	0.0318	0.0371	0.0523	0.0445	0.0414	0.0363	0.0401	
CIS - A											Keine Stichprobenentnahme aus den CIS-Stämmen
CIS - B											
CIS A+B											
TRANS - A	23	3	13	3	7	12	33	11	7	4	116
	0.1983	0.0259	0.1121	0.0259	0.0603	0.1034	0.2845	0.0948	0.0603	0.0345	
	0.0726	0.0289	0.0574	0.0289	0.0433	0.0554	0.0821	0.0533	0.0433	0.0332	
TRANS - B	7	2	10		12	17	31	12	8	9	108
	0.0648	0.0185	0.0926	* * *	0.1111	0.1574	0.2870	0.1111	0.0751	0.0833	
	0.0464	0.0254	0.0547		0.0593	0.0687	0.0853	0.0593	0.0741	0.0521	
TRANS A+B	30	5	23	3	19	29	64	23	15	13	224
	0.1339	0.0223	0.1027	0.0134	0.0848	0.1295	0.2857	0.1027	0.0670	0.0580	
	0.0446	0.0193	0.0398	0.0151	0.0365	0.0440	0.0592	0.0398	0.0327	0.0306	

F_{14} STAMM	Chromosomen F / +	+ / S	F / S	+ / +	Idh n Pgm	Allele IDH F	IDH +	PGM S	PGM +	n
TRANS - 33	64	70	48	42	224	112	112	118	106	224
	0.2857	0.3125	0.2143	0.1875		0.5000	0.5000	0.5268	0.4732	
	0.0592	0.0607	0.0537	0.0511		0.0655	0.0655	0.0654	0.0654	
TRANS - 66	95	53	41	49	238	136	102	94	144	238
	0.3992	0.2227	0.1723	0.2059		0.5714	0.4286	0.3950	0.6050	
	0.0622	0.0529	0.0480	0.0514		0.0629	0.0629	0.0621	0.0621	
TRANS 33+66	159	123	89	91	462	248	214	212	250	462
	0.3442	0.2662	0.1926	0.1970		0.5368	0.4632	0.4589	0.5411	
	0.0433	0.0403	0.0360	0.0363		0.0455	0.0455	0.0454	0.0454	
CIS - A										Keine Stichprobenentnahme aus den CIS-Stämmen
CIS - B										
CIS A+B										
TRANS - A	82	29	93	28	232	175	57	122	110	232
	0.3534	0.1250	0.4009	0.1207		0.7543	0.2457	0.5259	0.4741	
	0.0615	0.0426	0.0631	0.0419		0.0554	0.0554	0.0643	0.0643	
TRANS - B	80	34	65	37	216	145	71	99	117	216
	0.3704	0.1574	0.3009	0.1713		0.6713	0.3287	0.4583	0.5417	
	0.0644	0.0486	0.0612	0.0502		0.0626	0.0626	0.0664	0.0664	
TRANS A+B	162	63	158	65	448	320	128	221	227	448
	0.3616	0.1406	0.3227	0.1451		0.7143	0.2857	0.4933	0.5067	
	0.0445	0.0322	0.0442	0.0326		0.0418	0.0418	0.0463	0.0463	

Genotypen

F_{15} STAMM	F F / S S	+ + / + +	F F / + +	+ + / S S	F + / S +	F + / + S	F F / + S	F + / + +	F + / S S	+ + / + S	← Idh n ← Pgm
	7	5	13	3	16	26	25	26	11	6	138
TRANS - 33	0.0507	0.0362	0.0942	0.0217	0.1159	0.1884	0.1812	0.1884	0.0797	0.0435	
	0.0366	0.0312	0.0487	0.0243	0.0534	0.0652	0.0643	0.0652	0.0452	0.0340	
	11	3	15	4	7	22	17	13	22	16	130
TRANS - 66	0.0846	0.0231	0.1154	0.0308	0.0538	0.1692	0.1308	0.1000	0.1692	0.1231	
	0.0478	0.0258	0.0549	0.0297	0.0388	0.0645	0.0580	0.0517	0.0645	0.0565	
	18	8	28	7	23	48	42	39	33	22	268
TRANS 33+66	0.0672	0.0299	0.1045	0.0261	0.0858	0.1791	0.1567	0.1455	0.1231	0.0821	
	0.0300	0.0204	0.0366	0.0191	0.0335	0.0459	0.0435	0.0422	0.0393	0.0329	
	9	8	16	3	18	19	21	11	12	2	119
CIS - A	0.0756	0.0672	0.1345	0.0252	0.1513	0.1597	0.1765	0.0924	0.1008	0.0168	
	0.0475	0.0450	0.0613	0.0282	0.0644	0.0658	0.0685	0.0520	0.0541	0.0231	
	6	6	4	3	15	23	24	12	10	7	110
CIS - B	0.0545	0.0545	0.0364	0.0273	0.1364	0.2091	0.2182	0.1091	0.0909	0.0636	
	0.0424	0.0424	0.0304	0.0304	0.0641	0.0760	0.0772	0.0583	0.0537	0.0456	
	15	14	20	6	33	42	45	23	22	9	229
CIS A+B	0.0655	0.0611	0.0873	0.0262	0.1441	0.1834	0.1965	0.1004	0.0961	0.0393	
	0.0320	0.0310	0.0366	0.0207	0.0455	0.0501	0.0515	0.0389	0.0382	0.0252	
	17		24	3	12	20	31	10	8	5	130
TRANS - A	0.1308	* * *	0.1846	0.0231	0.0923	0.1538	0.2385	0.0769	0.0615	0.0385	
	0.0580		0.0667	0.0258	0.0498	0.0620	0.0733	0.0458	0.0413	0.0331	
	15		21		14	20	50	7	10	3	140
TRANS - B	0.1071	* * *	0.1500	* * *	0.1000	0.1429	0.3571	0.0500	0.0714	0.0214	
	0.0512		0.0591		0.0497	0.0580	0.0794	0.0361	0.0427	0.0240	
	32		45	3	26	40	81	17	18	8	270
TRANS A+B	0.1185	* * *	0.1667	0.0111	0.0963	0.1481	0.3000	0.0630	0.0667	0.0296	
	0.0386		0.0445	0.0125	0.0352	0.0424	0.0547	0.0290	0.0298	0.0202	

Chromosomen

F_{15} STAMM	F + / +	+ + / S	F + / S	+ + / +	Idh / Pgm n
TRANS - 33	103	49	66	58	276
	0.3732	0.1775	0.2391	0.2101	
	0.0571	0.0451	0.0503	0.0481	
TRANS - 66	82	68	68	42	260
	0.3154	0.2615	0.2615	0.1615	
	0.0565	0.0534	0.0534	0.0447	
TRANS 33+66	185	117	134	100	536
	0.3451	0.2183	0.2500	0.1866	
	0.0402	0.0350	0.0367	0.0330	
CIS - A	83	39	69	47	238
	0.3487	0.1639	0.2899	0.1975	
	0.0605	0.0470	0.0576	0.0506	
CIS - B	67	46	61	46	220
	0.3045	0.2091	0.2773	0.2091	
	0.0608	0.0537	0.0592	0.0537	
CIS A+B	150	85	130	93	458
	0.3275	0.1856	0.2838	0.2031	
	0.0430	0.0356	0.0413	0.0368	
TRANS - A	109	39	85	27	260
	0.4192	0.1500	0.3269	0.1038	
	0.0600	0.0434	0.0570	0.0371	
TRANS - B	119	33	104	24	280
	0.4250	0.1179	0.3714	0.0557	
	0.0579	0.0378	0.0566	0.0328	
TRANS A+B	228	72	189	51	540
	0.4222	0.1333	0.3500	0.0944	
	0.0417	0.0287	0.0402	0.0247	

Allele

IDH F	IDH +	PGM S	PGM +	n
169	107	115	161	276
0.6123	0.3877	0.4167	0.5833	
0.0575	0.0575	0.0582	0.0582	
150	110	136	124	260
0.5769	0.4231	0.5231	0.4769	
0.0601	0.0601	0.0607	0.0607	
319	217	251	285	536
0.5951	0.4049	0.4683	0.5317	
0.0416	0.0416	0.0422	0.0422	
152	86	108	130	238
0.6387	0.3613	0.4538	0.5462	
0.0610	0.0610	0.0633	0.0633	
128	92	107	113	220
0.5818	0.4182	0.4864	0.5136	
0.0652	0.0652	0.0660	0.0660	
280	178	215	243	458
0.6114	0.3886	0.4694	0.5306	
0.0446	0.0446	0.0457	0.0457	
194	66	124	136	260
0.7462	0.2538	0.4769	0.5231	
0.0529	0.0529	0.0607	0.0607	
223	57	137	143	280
0.7964	0.2036	0.4893	0.5107	
0.0472	0.0472	0.0586	0.0586	
417	123	261	279	540
0.7722	0.2278	0.4833	0.5167	
0.0354	0.0354	0.0421	0.0421	

Genotypen

F_{16} STAMM	F F / S S	+ + / + +	F F / + +	+ + / S S	F + / S +	F + / + S	F F / + S	F + / + +	F + / S S	+ + / + S	← Idh n ← Pgm
	1		18	4	9	16	17	17	12	16	110
TRANS - 33	0.0091	* * *	0.1636	0.0364	0.0818	0.1455	0.1545	0.1545	0.1091	0.1455	
	0.0177		0.0691	0.0350	0.0512	0.0659	0.0676	0.0676	0.0583	0.0659	
	10		8	5	8	24	14	14	18	9	110
TRANS - 66	0.0909	* * *	0.0727	0.0455	0.0727	0.2182	0.1273	0.1273	0.1636	0.0818	
	0.0537		0.0485	0.0389	0.0485	0.0772	0.0623	0.0623	0.0691	0.0512	
	11		26	9	17	40	31	31	30	25	220
TRANS 33+66	0.0500	* * *	0.1182	0.0409	0.0773	0.1818	0.1409	0.1409	0.1364	0.1136	
	0.0288		0.0427	0.0262	0.0353	0.0510	0.0460	0.0460	0.0453	0.0419	
	12	5	14	3	15	15	21	13	7	6	111
CIS - A	0.1081	0.0450	0.1261	0.0270	0.1351	0.1351	0.1892	0.1171	0.0631	0.0541	
	0.0578	0.0386	0.0618	0.0302	0.0636	0.0636	0.0729	0.0598	0.0452	0.0421	
	12	6	10	1	11	18	19	6	11	6	100
CIS - B	0.1200	0.0600	0.1000	0.0100	0.1100	0.1800	0.1900	0.0600	0.1100	0.0600	
	0.0637	0.0465	0.0588	0.0195	0.0613	0.0753	0.0769	0.0465	0.0613	0.0456	
	24	11	24	4	26	33	40	19	18	12	211
CIS A+B	0.1137	0.0521	0.1137	0.0190	0.1232	0.1564	0.1896	0.0900	0.0853	0.0569	
	0.0428	0.0300	0.0428	0.0184	0.0444	0.0490	0.0529	0.0386	0.0377	0.0312	
	7	1	21	2	11	19	20	9	18		108
TRANS - A	0.0648	0.0093	0.1944	0.0185	0.1019	0.1759	0.1852	0.0833	0.1667	* * *	
	0.0464	0.0181	0.0746	0.0254	0.0570	0.0718	0.0733	0.0521	0.0703		
	18	3	14		7	11	44	14	7	2	120
TRANS - B	0.1500	0.0250	0.1167	* * *	0.0583	0.0917	0.3667	0.1167	0.0583	0.0167	
	0.0639	0.0279	0.0574		0.0419	0.0516	0.0862	0.0574	0.0419	0.0229	
	25	4	35	2	18	30	64	23	25	2	228
TRANS A+B	0.1096	0.0175	0.1535	0.0088	0.0789	0.1316	0.2807	0.1009	0.1096	0.0088	
	0.0406	0.0170	0.0468	0.0121	0.0350	0.0439	0.0583	0.0391	0.0406	0.0121	

F_{16} STAMM	Chromosomen F + / +	+ / S	F / S	+ / +	Idh n Pgm	Allele IDH F	IDH +	PGM S	PGM +	n
	86	52	40	42	220	126	94	92	128	220
TRANS - 33	0.3909	0.2364	0.1818	0.1909		0.5727	0.4273	0.4182	0.5818	
	0.0645	0.0561	0.0510	0.0519		0.0654	0.0654	0.0652	0.0652	
	68	61	60	31	220	128	92	121	99	220
TRANS - 66	0.3091	0.2773	0.2727	0.1409		0.5818	0.4182	0.5500	0.4500	
	0.0611	0.0592	0.0589	0.0460		0.0652	0.0652	0.0657	0.0657	
	154	113	100	73	440	254	186	213	227	440
TRANS 33+66	0.3500	0.2568	0.2273	0.1659		0.5773	0.4227	0.4841	0.5159	
	0.0446	0.0408	0.0392	0.0348		0.0462	0.0462	0.0467	0.0467	
	77	34	67	44	222	144	78	101	121	222
CIS - A	0.3468	0.1532	0.3018	0.1982		0.6486	0.3514	0.4550	0.5450	
	0.0626	0.474	0.0604	0.0524		0.0628	0.0628	0.0655	0.0655	
	63	37	65	35	200	128	72	102	98	200
CIS - B	0.3150	0.1850	0.3250	0.1750		0.6400	0.3600	0.5100	0.4900	
	0.0644	0.0538	0.0649	0.0527		0.0665	0.0665	0.0693	0.0693	
	140	71	132	79	422	272	150	203	219	422
CIS A+B	0.3318	0.1682	0.3128	0.1872		0.6446	0.3555	0.4810	0.5190	
	0.0449	0.0357	0.0442	0.0372		0.0457	0.0457	0.0477	0.0477	
	90	41	63	22	216	153	63	104	112	216
TRANS - A	0.4167	0.1898	0.2917	0.1019		0.7083	0.2917	0.4815	0.5185	
	0.0657	0.0523	0.0606	0.0403		0.0606	0.0606	0.0666	0.0666	
	97	20	94	29	240	191	49	114	126	240
TRANS - B	0.4042	0.0833	0.3917	0.1208		0.7958	0.2042	0.4750	0.5250	
	0.0621	0.0350	0.0618	0.0412		0.0512	0.0512	0.0632	0.0632	
	187	61	157	51	456	344	112	218	238	456
TRANS A+B	0.4101	0.1338	0.3443	0.1118		0.7544	0.2456	0.4781	0.5219	
	0.0451	0.0312	0.0436	0.0289		0.0395	0.0395	0.0458	0.0458	

Genotypen

F_{17} STAMM	F S	+ +	F +	F F	+ S	F +	F +	F F	F +	F +	+ S	↓ Idh n ↓ Pgm
TRANS - 33												Keine Stichprobenentnahme
TRANS - 66												
TRANS 33+66												
CIS - A	13	3	20	4	19	22	31	22	7	9		150
	0.0670	0.0200	0.1333	0.0267	0.1267	0.1467	0.2067	0.1467	0.0467	0.0600		
	0.0450	0.0224	0.0544	0.0258	0.0532	0.0566	0.0548	0.0566	0.0338	0.0380		
	19	4	17	6	13	14	47	14	11	5		150
CIS - B	0.1267	0.0267	0.1133	0.0400	0.0867	0.0933	0.3133	0.0933	0.0733	0.0333		
	0.0532	0.0258	0.0507	0.0314	0.0450	0.0466	0.0742	0.0466	0.0412	0.0287		
	32	7	37	10	32	36	78	36	18	14		300
CIS A+B	0.1067	0.0233	0.1233	0.0333	0.1067	0.1200	0.2600	0.1200	0.0600	0.0457		
	0.0349	0.0171	0.0372	0.0203	0.0349	0.0368	0.0496	0.0368	0.0269	0.0239		
TRANS - A												Keine Stichprobenentnahme
TRANS - B												
TRANS A+B												

F_{17} STAMM	Chromosomen F / +	+ / S	F / S	+ / +	Idh n Pgm	Allele IDH F	IDH +	PGM S	PGM +	n	Keine Stichprobenentnahme
TRANS - 33											
TRANS - 66											
TRANS 33+66											
CIS - A	115 0.3833 0.0550	46 0.1533 0.0408	83 0.2767 0.0506	56 0.1867 0.0441	300	198 0.6600 0.0536	102 0.3400 0.0536	129 0.4300 0.0560	171 0.5700 0.0560	300	
CIS - B	109 0.3633 0.0544	42 0.1400 0.0393	109 0.3633 0.0544	40 0.1333 0.0385	300	218 0.7267 0.0504	82 0.2733 0.0504	151 0.5033 0.0566	149 0.4967 0.0566	300	
CIS A+B	224 0.3733 0.0387	88 0.1467 0.0283	192 0.3200 0.0373	96 0.1600 0.0293	600	416 0.6933 0.0369	184 0.3067 0.0369	280 0.4667 0.0399	320 0.5333 0.0399	600	
TRANS - A											
TRANS - B											
TRANS A+B											

F_1 STAMM

Ly/D CIS-1
n = 200

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S + 12 0.0600 0.0239	F + LyD S S 2 0.0100 0.0138	F + LyD S + 162 0.8100 0.0544
F Ly +	F F LyD + S	F F LyD + +	F + LyD + S	F + LyD + + 1 0.0050 0.0098
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S +	+ + LyD S S	+ + LyD S + 23 0.1150 0.0442
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + +	+ + LyD + S	+ + LyD + +

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
189 0.4725 0.0489	211 0.5275 0.0489	201 0.5025 0.0490	199 0.4975 0.0490	400

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	176 0.4400 0.0486	186 0.0465 0.0489	13 0.0325 0.0174	25 0.0625 0.0237	400

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	176 0.8800 0.0450	1 0.0050 0.0098	23 0.1150 0.0442		200

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
		12 0.0600 0.0329	2 0.0100 0.0138	186 0.9300 0.0354	200

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	177 0.4425 0.0487	188 0.4700 0.0487	23 0.0575 0.0228	12 0.0300 0.0228	400

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	199 0.4975 0.0490	198 0.4950 0.0490	1 0.0025 0.0049	2 0.0050 0.0049	400

Chromosomen (mit Ly/D)

F_2 STAMM Ly/D CIS-1

n = 200

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S	F + LyD S +
		35 0.1750 0.0527	1 0.0050 0.0098	149 0.7450 0.0604
F Ly +	F F LyD + S	F F LyD + +	F + LyD + S	F + LyD + +
				5 0.0250
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S +	+ + LyD S S	+ + LyD S +
				10 0.0500 0.0302
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + +	+ + LyD + S	+ + LyD + +

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	+ Ly +	F D S	+ D +	n
	185 0.9250 0.0365	5 0.0250 0.0216	10 0.0500 0.0302		200
Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
		35 0.1750 0.0527	1 0.0050 0.0098	164 0.8200 0.0532	200

Allele

Idh →	Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
	225 0.5625 0.0486	175 0.4375 0.4375	196 0.4900 0.0490	204 0.5100 0.0490	400
Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	185 0.4625 0.0498	164 0.4100 0.0482	40 0.1000 0.0294	11 0.0275 0.0160	400

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	190 0.4750 0.0489	165 0.4125 0.0482	10 0.0250 0.0153	35 0.0875 0.0277	400
Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	195 0.4875 0.0490	199 0.4975 0.0490	5 0.0125 0.0109	1 0.0025 0.0049	400

Chromosomen (mit Ly/D)

F_4 STAMM Ly/D CIS-1

n = 100

Chromosomen

Idh →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	Idh →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
Pgm →	F F LyD S +	9 F + LyD S +	0.0900 0.0561	3 F + LyD S +	0.0300 0.0334	70 0.7000 0.0898	Pgm →	82 0.8200 0.0753	1 0.0100 0.0195	17 0.1700 0.0736		100
	F F LyD + +			F + LyD + S		1 0.0100 0.0195						
	+ F LyD S +	2 + + LyD S +	0.0200 0.0274	1 + + LyD S +	0.0100 0.0195	14 0.1400 0.0630	Idh →	F D S	F D +	+ D +	+ D S	n
	+ F LyD + +			+ + LyD + S			Pgm →		11 0.1100 0.0613	4 0.0400 0.0384	85 0.8500 0.0700	100

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
94 0.4700 0.0692	106 0.5300 0.0692	103 0.5150 0.0693	97 0.4850 0.0693	200

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh →	F Ly +	+ Ly +	F D +	n
Pgm →	83 0.4150 0.0683	89 0.4450 0.0689	17 0.0850 0.0387	11 0.0550 0.0387	200

Idh →	F S	+ S	+ +	n
Pgm →	82 0.4100 0.0682	85 0.4250 0.0685	12 0.0600 0.0329	21 0.1050 0.0425	200

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh →	Ly S	D +	D S	n
Pgm →	99 0.4950 0.0693	96 0.4800 0.0692	1 0.0050 0.0098	4 0.0200 0.0194	200

Chromosomen (mit Ly/D)

F_5 STAMM

Ly/D CIS-1
n = 60

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S + 4 0.0667 0.0632	F + LyD S S	F + LyD S + 37 0.6167 0.1230
F Ly +	F F LyD + S	F F LyD + +	F + LyD + S	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S + 3 0.0500 0.0551	+ + LyD S S	+ + LyD S + 14 0.2333 0.1070
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + +	+ + LyD + S 1 0.0167 0.0324	+ + LyD + + 1 0.0167 0.0324

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
48 0.4000 0.0877	72 0.6000 0.0877	59 0.4917 0.0894	61 0.5083 0.0894	120

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	41 0.3417 0.0849	54 0.4500 0.0890	7 0.0583 0.0419	18 0.1500 0.0639	120

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	41 0.6833 0.1177		17 0.2833 0.1140	2 0.0333 0.0454	60

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
		7 0.1167 0.0812	1 0.0167 0.0324	52 0.8867 0.0860	60

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	41 0.3417 0.0849	53 0.4417 0.0889	19 0.1583 0.0653	7 0.0583 0.0419	120

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	58 0.4833 0.0894	59 0.4917 0.0894	2 0.0167 0.0229	1 0.0083 0.0163	120

Chromosomen (mit Ly/D) kleines n !

F_6 STAMM Ly/D CIS-1

n = 124

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S 1 0.0081 0.0157	F F LyD S + 12 0.0968 0.0520	F + LyD S S 5 0.0403 0.0346	F + LyD S + 58 0.4677 0.0878
F Ly +	F F LyD + S	F F LyD + +	F + LyD + S	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S + 10 0.0806 0.0479	+ + LyD S S 3 0.0242 0.0270	+ + LyD S + 34 0.2742 0.0785
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + + 1 0.0081 0.0157	+ + LyD + S	+ + LyD + +

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	76 0.6129 0.0857		47 0.3790 0.0854	1 0.0081 0.0157	124

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	1 0.0081 0.0157	23 0.1855 0.0684	8 0.0645 0.0432	92 0.7419 0.0770	124

Allele

Idh →	Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
	100 0.4032 0.0611	148 0.5968 0.0611	132 0.5323 0.0621	116 0.4677 0.0621	248

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	77 0.3105 0.0576	93 0.3750 0.0603	23 0.0927 0.0361	55 0.2218 0.0517	248

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	76 0.3065 0.0574	100 0.4032 0.0611	48 0.1935 0.0492	24 0.0968 0.0368	248

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	123 0.4960 0.0622	115 0.4637 0.0621	1 0.0040 0.0079	9 0.0363 0.0233	248

Chromosomen (mit Ly/D)

F_8 STAMM Ly/D CIS-1

n = 100

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S + 4 0.0400 0.0384	F + LyD S S 3 0.0300 0.0334	F + LyD S + 48 0.4800 0.0979
F Ly +	F F LyD + S	F F LyD + +	F + LyD + S	F + LyD + + 2 0.0200 0.0274
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S + 1 0.0100 0.0195	+ + LyD S S 1 0.0100 0.0195	+ + LyD S + 38 0.3800 0.0951
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + +	+ + LyD + S	+ + LyD + + 3 0.0300 0.0334

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
62 0.3100 0.0641	138 0.6900 0.0641	99 0.4950 0.0693	101 0.5050 0.0693	200

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	55 0.2750 0.0619	94 0.4700 0.0692	7 0.0350 0.0255	44 0.2200 0.0574	200

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	55 0.5500 0.0975	2 0.0200 0.0274	40 0.4000 0.0960	3 0.0300 0.0334	100

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
		5 0.0500 0.0427	4 0.0400 0.0384	91 0.9100 0.0561	100

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	57 0.2850 0.0626	95 0.4750 0.0692	43 0.2150 0.0569	5 0.2550 0.0216	200

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	95 0.4750 0.0692	96 0.4800 0.0692	5 0.0250 0.0216	4 0.0200 0.0194	200

Chromosomen (mit Ly/D)

F_{10} STAMM Ly/D CIS-1

n = 100

Idh / Pgm	F D S		F D +		+ D S		+ D +	
F Ly S	[illegible]		F F LyD S +	1 0.0100 0.0195	F + LyD S S		F + LyD S +	45 0.4500 0.0974
F Ly +	[illegible]		F F LyD + +		F + LyD + S		F + LyD + +	7 0.0700 0.0500
+ Ly S	[illegible]		+ F LyD S +	6 0.0600 0.0465	+ + LyD S S	1 0.0100 0.0195	+ + LyD S +	35 0.3500 0.0935
+ Ly +	[illegible]		+ F LyD + +		+ + LyD + S		+ + LyD + +	5 0.0500 0.0427

Chromosomen

Idh / Pgm	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	46 0.4600 0.0977	7 0.0700 0.0500	42 0.4200 0.0967	5 0.0500 0.0427	100

Idh / Pgm	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
		7 0.0700 0.0500	1 0.0100 0.0195	92 0.9200 0.0532	100

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
60 0.3000 0.0635	140 0.7000 0.0635	89 0.4450 0.0689	111 0.5550 0.0689	200

Idh	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	53 0.2650 0.0612	93 0.4650 0.0691	47 0.2350 0.0588	7 0.0350 0.0255	200

Idh / Pgm	F S	+ +	F +	+ S	n
	46 0.2300 0.0583	97 0.4850 0.0693	14 0.0700 0.0354	43 0.2150 0.0569	200

Chromosomen (ohne Ly/D)

Pgm	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	88 0.4400 0.0688	99 0.4550 0.0693	12 0.0600 0.0329	1 0.0050 0.0098	200

Chromosomen (mit Ly/D)

F_{12} STAMM Ly/D CIS-1

n = 103

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S 2 0.0194 0.0266	F F LyD S + 9 0.0874 0.0545	F + LyD S S 3 0.0291 0.0325	F + LyD S + 38 0.3689 0.0932
F Ly +	F F LyD + S	F F LyD + +	F + LyD + S	F + LyD + + 1 0.0097 0.0189
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S + 12 0.1165 0.0620	+ + LyD S S	+ + LyD S + 35 0.3398 0.0915
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + + 2 0.0194 0.0266	+ + LyD + S	+ + LyD + + 1 0.0097 0.0189

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
78 0.3786 0.0662	128 0.6214 0.0662	104 0.5049 0.0683	102 0.4951 0.0683	206

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	54 0.2621 0.0601	78 0.3786 0.0662	24 0.1165 0.1165	50 0.2427 0.2427	206

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	52 0.5049 0.0966	1 0.0097 0.0189	47 0.4563 0.0962	3 0.0291 0.0325	103

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	2 0.0194 0.0266	23 0.2233 0.0804	3 0.0291 0.0325	75 0.7282 0.0859	103

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	53 0.2573 0.0597	78 0.3786 0.0662	50 0.2427 0.0585	25 0.1214 0.0446	206

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	99 0.4806 0.0682	98 0.4757 0.0686	4 0.0194 0.0188	5 0.0243 0.0210	206

Chromosomen (mit Ly/D)

STAMM Ly/D CIS-1 n = 51

F_{14}

Chromosomen

Genotypen

Idh →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
Pgm →									
F Ly S	F F LyD S S	1 0.0196 0.0381	F F LyD S +	10 0.1961 0.1090	F + LyD S S		F + LyD S +	14 0.2745 0.1225	
F Ly +	F F LyD + S		F F LyD + +		F + LyD S S		F + LyD + +	1 0.0196 0.0381	
+ Ly S	+ F LyD S S		+ F LyD S +	8 0.1569 0.0998	+ + LyD S S		+ + LyD S +	16 0.3137 0.1273	
+ Ly +	+ F LyD + S		+ F LyD + +		+ + LyD S S		+ + LyD + S	1 0.0196 0.0381	

Idh →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
Pgm →					
F Ly S	25 0.4902 0.1372	1 0.0196 0.0381	24 0.4706 0.1370	1 0.0196 0.0381	51
F D S	1 0.0196 0.0381	18 0.3529 0.1312		32 0.6275 0.1327	51

Idh →	F Ly S	F Ly D	+ Ly +	F Ly D	n
Pgm →					
F Ly S	26 0.2549 0.0846	32 0.3137 0.0900	25 0.2451 0.0835	19 0.1863 0.0756	102
Ly S	49 0.4804 0.0970	50 0.4902 0.0970	2 0.0196 0.0269	1 0.0098 0.0191	102

Chromosomen (mit Ly/D)

Allele

Idh →	Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
Pgm →					
F S	45 0.4412 0.0964	57 0.5588 0.0964	50 0.4902 0.0970	52 0.5098 0.0970	102
+ S	26 0.2549 0.0846	33 0.3235 0.0908	19 0.1863 0.0756	24 0.2353 0.0823	102

Chromosomen (ohne Ly/D)

F_{16} STAMM

Ly/D CIS-1
n = 90

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S		F D +		+ D S		+ D +	
F Ly S	F F LyD S S		F F LyD S +	4 0.0444 0.0426	F + LyD S S		F + LyD S +	36 0.4000 0.1012
F Ly +	F F LyD + S		F F LyD + +		F + LyD + S		F + LyD + +	
+ Ly S	+ F LyD S S	1 0.0111 0.0217	+ F LyD S +	9 0.1000 0.0620	+ + LyD S S		+ + LyD S +	40 0.4444 0.1027
+ Ly +	+ F LyD + S		+ F LyD + +		+ + LyD + S		+ + LyD + +	

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	40 0.4444 0.1027		50 0.5556 0.1027		90

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	1 0.0111 0.0217	13 0.1444 0.0726		76 0.8444 0.0749	90

Allele

Idh →	Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
	54 0.3000 0.0669	126 0.7000 0.0669	91 0.5056 0.0730	89 0.4944 0.0730	180

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	41 0.2278 0.0613	76 0.4222 0.0722	13 0.0722 0.0378	50 0.2778 0.0654	180

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	40 0.2222 0.0607	76 0.4222 0.0722	50 0.2778 0.0654	14 0.0778 0.0391	180

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	90 0.5000 0.0730	89 0.4944 0.0730		1 0.0056 0.0109	180

Chromosomen (mit Ly/D)

F_1 STAMM Ly/D CIS-2 n = 200

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S	F + LyD S +
F Ly +	F F LyD + S 16 0.0800 0.0376	F F LyD + + 16 0.0800 0.0376	F + LyD + S 184 0.9200 0.0376	F + LyD + + 184 0.9200 0.0376
+ Ly S	+ F LyD S S 172 0.8600 0.0481	+ F LyD S + 2 0.0100 0.0138	+ + LyD S S 10 0.0500 0.0302	+ + LyD S + 10 0.0500 0.0302
+ Ly +	+ F LyD + S 172 0.8600 0.0481	+ F LyD + + 2 0.0100 0.0138	+ + LyD + S 10 0.0500 0.0302	+ + LyD + + 10 0.0500 0.0302

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
		16 0.0800 0.0376		184 0.9200 0.0376	200

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	188 0.9400 0.0329	2 0.0100 0.0138	10 0.0500 0.0302		200

Allele

Idh →	Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
	206 0.5150 0.0490	194 0.4850 0.0490	198 0.4950 0.0490	202 0.5050 0.0490	400

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	16 0.0400 0.0192	10 0.0250 0.0153	184 0.4600 0.0488	190 0.4750 0.0489	400

Chromosomen (mit Ly/D)

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	188 0.4700 0.0489	184 0.4600 0.0488	18 0.0450 0.0230	10 0.0250 0.0153	400

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
		2 0.0050 0.0069	200 0.5000 0.0490	198 0.4950 0.0490	400

F_2 STAMM Ly/D CIS-2 n = 200

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S	F + LyD S +
F Ly +	F F LyD + S 18 0.0900 0.0397	F F LyD + + 1 0.0050 0.0098	F + LyD + S	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S 1 0.0050 0.0098	+ F LyD S + + + LyD S S		+ + LyD S +
+ Ly +	+ F LyD + S 156 0.7800 0.0574	+ F LyD + + 6 0.0300 0.0236	+ + LyD + S 18 0.0900 0.0397	+ + LyD + +

Allele

Idh	Idh	Pgm	Pgm	n
F	+	S	+	
201 0.5025 0.0490	199 0.4975 0.0490	194 0.4850 0.0490	206 0.5150 0.0490	400

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	175 0.4375 0.0486	180 0.4500 0.0488	26 0.0650 0.0242	19 0.0475 0.0208	400

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
		19 0.0950 0.0406	1 0.0050 0.0098	180 0.9000 0.0416	200

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	175 0.8750 0.0458	7 0.0350 0.0255	18 0.0900 0.0397		200

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	19 0.0475 0.0208	18 0.0450 0.0203	181 0.4525 0.0488	182 0.4550 0.0488	400

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	1 0.0025 0.0049	7 0.0175 0.0129	199 0.4975 0.0490	193 0.4825 0.0490	400

Chromosomen (mit Ly/D)

F_4 STAMM Ly/D CIS-2

n = 120

Genotypen

Idh → / Pgm →	[illegible]		F D +		+ D S		+ D +	
F Ly S	F F LyD S S		F F LyD S +		F + LyD S S		F + LyD S +	
F Ly +	F F LyD + S	26 0.2167 0.0737	F F LyD + +	1 0.0083 0.0163	F + LyD + S	5 0.0417 0.0358	F + LyD + +	
+ Ly S	+ F LyD S S		+ F LyD S +		+ + LyD S S		+ + LyD S +	
+ Ly +	+ F LyD + S	71 0.5917 0.0879	+ F LyD + +		+ + LyD + S	17 0.1417 0.0624	+ + LyD + +	

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
130 0.5417 0.0630	110 0.4583 0.0630	119 0.4958 0.0633	121 0.5042 0.0633	240

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	97 0.4042 0.0621	88 0.3667 0.0610	33 0.1375 0.0436	22 0.0917 0.0366	240

Chromosomen (ohne Ly/D)

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
		32 0.2667 0.0791		88 0.7333 0.0791	120

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	97 0.8083 0.0704	1 0.0083 0.0163*	22 0.1833 0.0692		120

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	32 0.1333 0.0430	22 0.0917 0.0365	88 0.3667 0.0610	98 0.4083 0.0622	240

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
		1 0.0042 0.0081	120 0.5000 0.0633	119 0.4958 0.0633	240

Chromosomen (mit Ly/D)

F_5 STAMM Ly/D CIS-2 n = 117

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S	F + LyD S +
F Ly +	F F LyD + S 26 0.2222 0.0753	F F LyD + +	F + LyD + S 7 0.0598 0.0430	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S +	+ + LyD S S	+ + LyD S +
+ Ly +	+ F LyD + S 71 0.6068 0.0885	+ F LyD + + 1 0.0085 0.0167	+ + LyD + S 12 0.1026 0.0550	+ + LyD + +

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
		33 0.2821 0.0815		84 0.7179 0.0815	117

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	97 0.8291 0.0682	1 0.0085 0.0167	19 0.1624 0.0668		117

Allele

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	33 0.1410 0.0446	19 0.0812 0.0350	84 0.3590 0.0615	98 0.4188 0.0632	234

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
131 0.5598 0.0636	103 0.4402 0.0636	116 0.4957 0.0641	118 0.5043 0.0641	234

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	97 0.4145 0.0631	84 0.3590 0.0615	34 0.1453 0.0452	19 0.0812 0.0350	234

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
		1 0.0043 0.0084	117 0.5000 0.0641	116 0.4957 0.0641	234

Chromosomen (mit Ly/D)

# F_6 STAMM Ly/D CIS-2
n = 140

Genotypen

Idh →, Pgm → (row headers and column headers read top to bottom)

	F D S		F D +		+ D S		+ D +	
F Ly S	F F LyD S S		F F LyD S +		F + LyD S S		F + LyD S +	
F Ly +	F F LyD + S	34 0.2429 0.0710	F F LyD + +		F + LyD + S	8 0.0571 0.0384	F + LyD + +	
+ Ly S	+ F LyD S S	3 0.0214 0.0240	+ F LyD S +		+ + LyD S S		+ + LyD S +	
+ Ly +	+ F LyD + S	74 0.5286 0.0827	+ F LyD + +	7 0.0500 0.0361	+ + LyD + S	12 0.0857 0.0464	+ + LyD + +	2 0.0143 0.0197

Chromosomen

Idh →, Pgm →

F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	42 0.3000 0.0759	3 0.0214 0.0240	95 0.6786 0.0774	140

Idh →, Pgm →

F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
111 0.7929 0.0671	7 0.0500 0.0361	20 0.1429 0.0580	2 0.0143 0.0197	140

Idh →

F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
42 0.1500 0.0418	22 0.0786 0.0315	98 0.3500 0.0559	118 0.4214 0.0578	280

Pgm →

Ly S	D +	Ly +	D S	n
3 0.0107 0.0121	9 0.0321 0.0207	137 0.4893 0.0586	131 0.4678 0.0584	280

Chromosomen (mit Ly/D)

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
160 0.5714 0.0580	120 0.4286 0.0580	134 0.4786 0.0585	146 0.5214 0.0585	280

Idh →, Pgm →

F S	+ +	F +	+ S	n
111 0.3964 0.0573	97 0.3464 0.0557	49 0.1750 0.0445	23 0.0821 0.0322	280

Chromosomen (ohne Ly/D)

F_8 STAMM Ly/D CIS-2

n = 102

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S	F + LyD S +
F Ly +	F F LyD + S 10 0.0980 0.0577	F F LyD + + 4 0.0392 0.0377	F + LyD + S 6 0.0588 0.0457	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S 3 0.0294 0.0328	+ F LyD S +	+ + LyD S S	+ + LyD S +
+ Ly +	+ F LyD + S 46 0.4510 0.0966	+ F LyD + +	+ + LyD + S 33 0.3235 0.0908	+ + LyD + +

Allele

Idh →	Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
	83 0.4069 0.0674	121 0.5931 0.0674	101 0.4951 0.0686	103 0.5049 0.0686	204

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	59 0.2892 0.0622	79 0.3873 0.0668	24 0.1176 0.0442	42 0.2059 0.0555	204

Chromosomen (ohne Ly/D)

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
		20 0.1961 0.0771	3 0.0294 0.0328	79 0.7745 0.0811	102

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	59 0.5784 0.0958	4 0.0392 0.0377	39 0.3824 0.0943		102

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	20 0.0980 0.0408	39 0.1912 0.0540	82 0.4020 0.0673	63 0.3088 0.0634	204

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	3 0.0147 0.0165	4 0.0196 0.0190	99 0.4853 0.0686	98 0.4804 0.0686	204

Chromosomen (mit Ly/D)

F_{10} STAMM Ly/D CIS-2 n = 84

Idh → / Pgm →	F D S		F D +		+ D S		+ D +	
F Ly S	F F LyD S S	1 0.0119 0.0232	F F LyD S +		F + LyD S S		F + LyD S +	
F Ly +	F F LyD + S	11 0.1310 0.0721	F F LyD + +		F + LyD + S	5 0.0595 0.0506	F + LyD + +	
+ Ly S	+ F LyD S S		+ F LyD S +		+ + LyD S S		+ + LyD S +	
+ Ly +	+ F LyD + S	38 0.4524 0.1064	+ F LyD + +	5 0.0595 0.0506	+ + LyD + S	24 0.2857 0.0906	+ + LyD + +	

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
72 0.4286 0.0748	96 0.5714 0.0748	80 0.4762 0.0755	88 0.5238 0.0755	168

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	51 0.3036 0.0659	67 0.3988 0.0740	21 0.1250 0.0500	29 0.1726 0.0571	168

Allele

Chromosomen (mit Ly/D)

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	1 0.0119 0.0232	16 0.1905 0.0840		67 0.7976 0.0859	84

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	50 0.5952 0.1050	5 0.0595 0.0506	29 0.3452 0.1017		84

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	17 0.1012 0.0456	29 0.1726 0.0571	67 0.3988 0.0740	55 0.3274 0.0710	168

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	1 0.0060 0.0116	5 0.0298 0.0257	83 0.4940 0.0756	79 0.4702 0.0755	168

F_{12} STAMM Ly/D CIS-2 n=141

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S: 1, 0.0071, 0.0139	F F LyD S +:	F + LyD S S:	F + LyD S +:
F Ly +	F F LyD + S: 14, 0.0993, 0.0494	F F LyD + +: 1, 0.0071, 0.0139	F + LyD + S: 9, 0.0638, 0.0403	F + LyD + +: 1, 0.0071, 0.0139
+ Ly S	+ F LyD S S: 1, 0.0071, 0.0139	+ F LyD S +:	+ + LyD S S:	+ + LyD S +:
+ Ly +	+ F LyD + S: 53, 0.3759, 0.0799	+ F LyD + +: 5, 0.0355, 0.0305	+ + LyD + S: 53, 0.3759, 0.0799	+ + LyD + +: 3, 0.0213, 0.0213

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
101 0.3582 0.0560	181 0.6418 0.0560	133 0.4716 0.0583	149 0.5284 0.0583	282

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	70 0.2482 0.0504	118 0.4184 0.0576	31 0.1099 0.0365	62 0.2234 0.0486	282

Chromosomen (ohne Ly/D)

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	1 0.0071 0.0139	25 0.1773 0.0630	1 0.0071 0.0139	114 0.8085 0.0649	141

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	69 0.4894 0.0825	6 0.0426 0.0333	62 0.4397 0.0819	4 0.0284 0.0274	141

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	26 0.0922 0.0338	66 0.2340 0.0494	115 0.4078 0.0574	75 0.2660 0.0516	282

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	2 0.0071 0.0098	10 0.0355 0.0216	139 0.4929 0.0584	131 0.4645 0.0582	282

Chromosomen (mit Ly/D)

F_{14} STAMM Ly/D CIS-2 n = 83

Idh / Pgm	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S	F + LyD S +
F Ly +	F F LyD + S 3 0.0361 0.0402	F F LyD + + 1 0.0120 0.0235	F + LyD + S 5 0.0602 0.0512	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S +	+ + LyD S S 1 0.0120 0.0235	+ + LyD S +
+ Ly +	+ F LyD + S 34 0.4096 0.1058	+ F LyD + + 4 0.0482 0.0461	+ + LyD + S 31 0.3735 0.1041	+ + LyD + + 4 0.0482 0.0461

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
51 0.3072 0.0702	115 0.6928 0.0702	75 0.4518 0.0757	91 0.5482 0.0757	166

Idh / Pgm	F S	+ +	F +	+ S	n
	37 0.2229 0.0633	77 0.4639 0.0759	14 0.0843 0.0423	38 0.2289 0.0639	166

Allele

Chromosomen (mit Ly/D)

Idh / Pgm	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
		9 0.1084 0.0669	1 0.0120 0.0235	73 0.8795 0.0700	83

Idh / Pgm	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	37 0.4458 0.1069	5 0.0602 0.0512	37 0.4458 0.1069	4 0.0482 0.0461	83

Idh	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	9 0.0542 0.0344	41 0.2470 0.0656	74 0.4458 0.0756	42 0.2530 0.0661	166

Pgm	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	1 0.0060 0.0118	9 0.0542 0.0344	82 0.4940 0.0761	74 0.4458 0.0756	166

F_{16} STAMM Ly/D CIS-2 n = 107

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S: 1, 0.0093, 0.0182	F + LyD S +: 0
F Ly +	F F LyD + S: 13, 0.1215, 0.0619	F F LyD + +: 0	F + LyD + S: 2, 0.0187, 0.0257	F + LyD + +: 1, 0.0093, 0.0182
+ Ly S	+ F LyD S S: 0	+ F LyD S +: 0	+ + LyD S S: 3, 0.0280, 0.0313	+ + LyD S +: 0
+ Ly +	+ F LyD + S: 40, 0.3738, 0.0917	+ F LyD + +: 1, 0.0093, 0.0182	+ + LyD + S: 46, 0.4299, 0.0938	+ + LyD + +: 0

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
71 0.3318 0.0631	143 0.6682 0.0631	109 0.5093 0.0670	105 0.4907 0.0670	214

Idh / Pgm	F S	+ +	F +	+ S	n
	54 0.2523 0.0582	88 0.4112 0.0659	17 0.0794 0.0362	55 0.2570 0.0585	214

Chromosomen (ohne Ly/D)

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	1 0.0093 0.0182	16 0.1495 0.0676	3 0.0280 0.0313	87 0.8131 0.0739	107

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	53 0.4953 0.0947	1 0.0093 0.0182	52 0.4860 0.0947	1 0.0093 0.0182	107

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	17 0.0794 0.0326	53 0.2477 0.0578	90 0.4206 0.0661	54 0.2523 0.0582	214

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	4 0.0187 0.0181	2 0.0093 0.0129	103 0.4813 0.0669	105 0.4907 0.0670	214

Chromosomen (mit Ly/D)

F_1 STAMM Ly/D TRANS-3 n = 200

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S	F + LyD S +
F Ly +	F F LyD + S	9 0.0450 0.0287 F F LyD + +	F + LyD S S	F + 171 0.8550 0.0488 F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S +	+ + LyD S S	+ + LyD S +
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + +	+ + LyD S S	+ + 17 0.0850 0.0387 + + LyD + +

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
F S	192 0.4800 0.0490	208 0.5200 0.0490	203 0.5075 0.0490	197 0.4925 0.0490	400
+ S	12 0.0300 0.0167	17 0.0425 0.0198	180 0.4500 0.0488	191 0.4775 0.0490	400

Allele

Idh → / Pgm →	F Ly S	F D +	+ D S	+ D +	n
F Ly +	F F LyD + S	9 0.0450 0.0287 F F LyD + +	F + LyD S S	F + 171 0.8550 0.0488 F + LyD + +	200
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S +	+ + LyD S S	+ + LyD S +	200
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + +	+ + LyD S S	+ + 17 0.0850 0.0387 + + LyD + +	200

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
F D S	F F LyD S S	F F LyD + S	F + LyD S S	F + LyD + S	400
+ D +	F + LyD S +	F + LyD + +	+ + LyD S +	+ + LyD + +	400

Chromosomen (mit Ly/D)

Idh → / Pgm →	Idh F Ly	Idh + D	Pgm S +	Pgm + Ly	n
F Ly	183 0.4575 0.0488	191 0.4775 0.0490	17 0.0425 0.0198	9 0.0225 0.0145	400
+ D	3 0.0075 0.0085	180 0.9000 0.0416	191 0.9550 0.0287	17 0.0850 0.0387	200

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
F D S	F F D S S	F F D + S	F + D S S	F + D + S	400
+ D +	F + D S +	F + D + +	+ + D S +	+ + D + +	400

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S	F + LyD S +	400
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + +	+ + LyD S +	+ + LyD + +	400

F_2 STAMM Ly/D TRANS-3

n = 200

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S	F + LyD S +
F Ly +	F F LyD + S 15 0.0750 0.0365	F F LyD + + 164 0.8200 0.0532	F + LyD + S 1 0.0050 0.0098	F + LyD + + 20 0.1000 0.0416
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S +	+ + LyD S S	+ + LyD S +
+ Ly +	+ F LyD + S 20 0.1000 0.0416	+ F LyD + + 184 0.9200 0.0376	+ + LyD + S 1 0.0050 0.0098	+ + LyD + + 200

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
195 0.4875 0.0490	205 0.5125 0.0490	199 0.4975 0.0490	201 0.5025 0.0490	400

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	15 0.0375 0.0186	21 0.0525 0.0219	180 0.4500 0.0488	184 0.4600 0.0488	400

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
		180 0.9000 0.0416		20 0.1000 0.0416	200

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	15 0.0750 0.0365		184 0.9200 0.0376	1 0.0050 0.0098	200

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	+ D	n
	180 0.4500 0.0488	185 0.4625 0.0489	20 0.0500 0.0214	15 0.0375 0.0186	400

Chromosomen (mit Ly/D)

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
		1 0.0025 0.0049	200 0.5000 0.0490	199 0.4975 0.0490	400

F_4 STAMM Ly/D TRANS-3

n = 107

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S	F + LyD S +
F Ly +	F F LyD + S 2 0.0187 0.0257	F F LyD + + 0.0187 0.0257	F + LyD + S 77 0.7196 0.0851	F + LyD + + 1 0.0093 0.0182
+ Ly S	+ F LyD S S 0.0187 0.0257	+ F LyD S + 0.0187 0.0257	+ + LyD S S 1 0.0093 0.0182	+ + LyD S + 0.0093 0.0182
+ Ly +	+ F LyD + S 5 0.0467 0.0400	+ F LyD + + 0.0467 0.0400	+ + LyD + S 20 0.1869 0.0739	+ + LyD + + 1 0.0093 0.0182

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
87 0.4065 0.0658	127 0.5935 0.0658	106 0.4953 0.0670	108 0.5047 0.0670	214

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	7 0.0327 0.0238	28 0.1308 0.0452	80 0.3738 0.0648	99 0.4626 0.0668	214

Allele

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
		80 0.7477 0.0823	1 0.0093 0.0182	26 0.2430 0.0813	107

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	7 0.0654 0.0469		98 0.9159 0.0526	2 0.0187 0.0187	107

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	80 0.3738 0.0648	100 0.4673 0.0668	27 0.1262 0.0445	7 0.0327 0.0238	214

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	1 0.0047 0.0091	2 0.0093 0.0129	106 0.4953 0.0670	105 0.4907 0.0670	214

Chromosomen (mit Ly/D)

F_5 STAMM

Ly/D TRANS-3
n = 93

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S: 1 / 0.0108 / 0.0210	F + LyD S +: 0
F Ly +	F F LyD + S: 6 / 0.0645 / 0.0499	F F LyD + +	F + LyD + S: 59 / 0.6344 / 0.0979	F + LyD + +: 1 / 0.0108 / 0.0210
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S +	+ + LyD S S: 1 / 0.0108 / 0.0210	+ + LyD S +: 0
+ Ly +	+ F LyD + S: 3 / 0.0232 / 0.0359	+ F LyD + +	+ + LyD + S: 21 / 0.2258 / 0.0850	+ + LyD + +: 1 / 0.0108 / 0.0210

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
76 / 0.4086 / 0.0706	110 / 0.5914 / 0.0706	93 / 0.5000 / 0.0719	93 / 0.5000 / 0.0719	186

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	10 / 0.0528 / 0.0324	27 / 0.1452 / 0.0506	66 / 0.3548 / 0.0688	83 / 0.4462 / 0.0714	186

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	1 / 0.0108 / 0.0210	66 / 0.7097 / 0.0923	1 / 0.0108 / 0.0210	25 / 0.2688 / 0.0901	93

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	9 / 0.0968 / 0.0601		82 / 0.8817 / 0.0656	2 / 0.0656 / 0.0295	93

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	67 / 0.3602 / 0.0690	84 / 0.4516 / 0.0715	26 / 0.1398 / 0.0498	9 / 0.0484 / 0.0308	186

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	2 / 0.0108 / 0.0148	2 / 0.0108 / 0.0148	91 / 0.4892 / 0.0718	91 / 0.4892 / 0.0718	186

Chromosomen (mit Ly/D)

F_6 STAMM

Ly/D TRANS-3
n = 91

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S: 1 / 0.0110 / 0.0214	F + LyD S +
F Ly +	F F LyD + S: 9 / 0.0989 / 0.0613	F F LyD + +	F + LyD + S: 46 / 0.5055 / 0.1027	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S +	+ + LyD S S	+ + LyD S +
+ Ly +	+ F LyD + S: 34 / 0.3736 / 0.0994	+ F LyD + +	+ + LyD + S: 1 / 0.0110 / 0.0214	+ + LyD + +

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
65 / 0.3571 / 0.0606	117 / 0.6429 / 0.0696	91 / 0.5000 / 0.0726	91 / 0.5000 / 0.0726	182

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	10 / 0.0549 / 0.0331	36 / 0.1978 / 0.0579	55 / 0.3022 / 0.0667	81 / 0.4451 / 0.0722	182

Allele

Chromosomen (mit Ly/D)

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	1 / 0.0110 / 0.0214	55 / 0.6044 / 0.1005		35 / 0.3846 / 0.1000	91

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	9 / 0.0989 / 0.0613		81 / 0.8901 / 0.0643	1 / 0.0110 / 0.0214	91

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	56 / 0.3077 / 0.0671	82 / 0.4505 / 0.0723	35 / 0.1923 / 0.0573	9 / 0.0495 / 0.0315	182

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	1 / 0.0055 / 0.0107	1 / 0.0055 / 0.0107	90 / 0.4945 / 0.0726	90 / 0.4945 / 0.0726	182

F_8 STAMM Ly/D TRANS-3

n = 118

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S 2 0.0169 0.0233	F + LyD S +
F Ly +	F F LyD + S 8 0.0678 0.0454	F F LyD + +	F + LyD + S 46 0.3898 0.0880	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S +	+ + LyD S S 2 0.0169 0.0233	+ + LyD S +
+ Ly +	+ F LyD + S 4 0.0339 0.0327	+ F LyD + +	+ + LyD S S 55 0.4661 0.0900	+ + LyD + + 1 0.0085 0.0165

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	2 0.0169 0.0233	54 0.4576 0.0899	2 0.0169 0.0233	60 0.5085 0.0902	118

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	12 0.1017 0.0545		105 0.8898 0.0565	1 0.0085 0.0165	118

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
68 0.2881 0.0578	168 0.7119 0.0578	121 0.5127 0.0638	115 0.4873 0.0638	236

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	14 0.0593 0.0301	61 0.2585 0.0559	54 0.2288 0.0536	107 0.4534 0.0635	236

Idh → / Pgm →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	56 0.2373 0.0524	106 0.4492 0.0619	62 0.2627 0.0543	12 0.0508 0.0269	236

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	4 0.0169 0.0158	1 0.0042 0.0080	114 0.4831 0.0623	117 0.4958 0.0624	236

Chromosomen (mit Ly/D)

F_{10} STAMM Ly/D TRANS-3

n = 103

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S	F + LyD S +
F Ly +	F F LyD + S	1 0.0097 0.0189 F F LyD + +	1 0.0097 0.0189 F + LyD + S	28 0.2718 0.0859 F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S	5 0.0485 0.0415 + F LyD S +	+ + LyD S S	+ + LyD S +
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + +	67 0.6505 0.0921 + + LyD + S	1 0.0097 0.0189 + + LyD + +

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	6 0.0291 0.0230	69 0.3350 0.0645	31 0.1505 0.0488	100 0.4854 0.0683	206

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
		30 0.2913 0.0877	5 0.0485 0.0415	68 0.6602 0.0915	103

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	6 0.0583 0.0452	1 0.0097 0.0189	95 0.9223 0.0517	1 0.0097 0.0189	103

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	30 0.1456 0.0482	96 0.4660 0.0681	73 0.3544 0.0653	7 0.0340 0.0247	206

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	5 0.0243 0.0210	2 0.0097 0.0134	98 0.4757 0.0682	101 0.4903 0.0683	206

Chromosomen (mit Ly/D)

Allele

Chromosomen

F_{12} STAMM

Ly/D TRANS-3
n=118

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S		F D +		+ D S		+ D +	
F Ly S	F F LyD S S		F F LyD S +		F + LyD S S		F + LyD S +	
F Ly +	F F LyD + S	4 0.0339 0.0327	F F LyD + +		F + LyD + S	29 0.2458 0.0777	F + LyD + +	1 0.0085 0.0165
+ Ly S	+ F LyD S S		+ F LyD S +		+ + LyD S S		+ + LyD S +	
+ Ly +	+ F LyD + S	10 0.0847 0.0503	+ F LyD + +	1 0.0085 0.0165	+ + LyD + S	70 0.5932 0.0886	+ + LyD + +	3 0.0254 0.0284

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
49 0.2076 0.0517	187 0.7924 0.0517	113 0.4788 0.0637	123 0.5212 0.0637	236

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	14 0.0593 0.0301	88 0.3729 0.0617	35 0.1483 0.0453	99 0.4195 0.0630	236

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
		34 0.2881 0.0817		84 0.7119 0.0817	118

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	14 0.1186 0.0583	1 0.0085 0.0165	99 0.8390 0.0663	4 0.0339 0.0327	118

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	34 0.1441 0.0448	103 0.4364 0.0633	84 0.3559 0.0611	15 0.0636 0.0311	236

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
		5 0.0212 0.0184	118 0.5000 0.0638	113 0.4788 0.0637	236

Chromosomen (mit Ly/D)

F_{14} STAMM Ly/D TRANS-3 n=111

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly +	F F LyD S +		F + LyD S S	F + LyD S +
+ Ly +	F F LyD + +		F + LyD + S	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S +		+ + LyD S S	+ + LyD S +
+ Ly +	+ F LyD + +		+ + LyD + S	+ + LyD + +

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	1 0.0090 0.0176	20 0.1802 0.0715	1 0.0090 0.0176	89 0.8018 0.0742	111

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	14 0.1261 0.0618		97 0.8739 0.0618		111

Idh →	Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
	35 0.1577 0.0479	187 0.8423 0.0479	113 0.5090 0.0685	109 0.4910 0.0685	222

Idh → / Pgm →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	21 0.0946 0.0385	97 0.4369 0.0652	90 0.4054 0.0646	14 0.0631 0.0320	222

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	15 0.0676 0.0330	89 0.4069 0.0645	20 0.0901 0.0377	98 0.4414 0.0653	222

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	2 0.0090 0.0124		109 0.4910 0.0658	111 0.5000 0.0658	222

Chromosomen (ohne Ly/D)

Chromosomen (mit Ly/D)

Allele

Chromosomen

F_{16} STAMM Ly/D TRANS-3

n = 109

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S	F + LyD S +
F Ly +	F F LyD + S	F F LyD + +	F + LyD + S 18 0.1651 0.0697	F + LyD + + 1 0.0092 0.0179
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S +	+ + LyD S S 3 0.0275 0.0307	+ + LyD S +
+ Ly +	+ F LyD + S 14 0.1284 0.0628	+ F LyD + + 	+ + LyD + S 72 0.6606 0.0889	+ + LyD + + 1 0.0092 0.0179

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
33 0.1514 0.0476	185 0.8486 0.0476	110 0.5046 0.0664	108 0.4954 0.0664	218

Idh / Pgm	F S	+ +	F +	+ S	n
	14 0.0642 0.0325	89 0.4083 0.0652	19 0.0872 0.0374	96 0.4404 0.0659	218

Allele

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
		19 0.1743 0.0712	3 0.0275 0.0307	87 0.7982 0.0754	109

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	14 0.1284 0.0628		93 0.8532 0.0664	2 0.0183 0.0252	109

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	19 0.0872 0.0374	95 0.4358 0.0658	90 0.4128 0.0654	14 0.0642 0.0325	218

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	3 0.0138 0.0155	2 0.0092 0.0127	106 0.4862 0.0663	107 0.4908 0.0664	218

Chromosomen (mit Ly/D)

F_1 STAMM Ly/D TRANS-4

n = 200

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S + 16 0.0800 0.0376	F + LyD S S	F + LyD S +
F Ly +	F F LyD + S	F F LyD + +	F + LyD + S	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S 1 0.0050 0.0098	+ F LyD S + 173 0.8650 0.0474	+ + LyD S S	+ + LyD S + 8 0.0400 0.0272
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + + 2 0.0100 0.0138	+ + LyD + S	+ + LyD + +

Allele

Idh	Idh	Pgm	Pgm	n
F	+	S	+	
208	192	199	201	400
0.5200	0.4800	0.4975	0.5025	
0.0490	0.0490	0.0490	0.0490	

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	16 0.0800 0.0376		182 0.9100 0.0397	2 0.0100 0.0138	200

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	1 0.0050 0.0098	191 0.9550 0.0287		8 0.0400 0.0272	200

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	16 0.0400 0.0192	8 0.0200 0.0137	184 0.4600 0.0488	192 0.4800 0.0490	400

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	198 0.4950 0.0490	199 0.4975 0.0490	2 0.0050 0.0069	1 0.0025 0.0049	400

Chromosomen (mit Ly/D)

Chromosomen

F_2 STAMM Ly/D TRANS-4

n = 200

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S + 22 0.1100 0.0434	F + LyD S S	F + LyD S +
F Ly +	F F LyD + S	F F LyD + +	F + LyD + S	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S 1 0.0050 0.0098	+ F LyD S + 154 0.7700 0.0583	+ + LyD S S	+ + LyD S + 21 0.1050 0.0425
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + + 2 0.0100 0.0138	+ + LyD + S	+ + LyD + +

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
201 0.5025 0.0490	199 0.4975 0.0490	199 0.4975 0.0490	201 0.5025 0.0490	400

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	23 0.0575 0.0228	23 0.0575 0.0228	178 0.4450 0.0487	176 0.4400 0.0486	400

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	22 0.0110 0.0434		176 0.8800 0.0045	2 0.0100 0.0138	200

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	1 0.0050 0.0098	178 0.0890 0.0434		21 0.1050 0.0425	200

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	22 0.0550 0.0220	21 0.0525 0.0219	178 0.4450 0.0487	179 0.4475 0.0487	400

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	198 0.4950 0.0490	199 0.4975 0.0490	2 0.0050 0.0069	1 0.0025 0.0049	400

Chromosomen (mit Ly/D)

F_4 STAMM Ly/D TRANS-4

n = 85

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S + 10 0.1176 0.0685	F + LyD S S	F + LyD S + 2 0.0235 0.0322
F Ly +	F F LyD + S	F F LyD + +	F + LyD + S	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S 1 0.0118 0.0229	+ F LyD S + 56 0.6588 0.1008	+ + LyD S S	+ + LyD S + 16 0.1882 0.0831
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + +	+ + LyD + S	+ + LyD + +

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
79	91	86	84	170
0.4647	0.5353	0.5059	0.4941	
0.0750	0.0750	0.0752	0.0752	

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	13	18	66	73	170
	0.0765	0.1059	0.3882	0.4294	
	0.0399	0.0463	0.0733	0.0744	

Allele

Chromosomen (mit Ly/D)

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	12		73		85
	0.1412		0.8588		
	0.0740		0.0740		

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	1	66		18	85
	0.0118	0.7765		0.2118	
	0.0229	0.0886		0.0869	

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	12	18	73	67	170
	0.0706	0.1059	0.4294	0.3941	
	0.0385	0.0463	0.0744	0.0735	

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	85	84		1	170
	0.5000	0.4941		0.0059	
	0.0752	0.0752		0.0115	

STAMM Ly/D TRANS-4 n = 60

F_5

Genotypen

Idh	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
Pgm	F F Ly D S S	F F Ly D S +	2 F + Ly D S S	F + Ly D S +	4 0.0667 0.0631
F Ly S	F F Ly D + S	F F Ly D + +	F + Ly D + S	F + Ly D + +	
F Ly +	+ F Ly D S S	+ F Ly D S +	37 + + Ly D S S	+ + Ly D S +	16 0.2667 0.1119
+ Ly +	+ F Ly D + S	+ F Ly D + +	+ + Ly D + S	+ + Ly D + +	1 0.0167 0.0324

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh	Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
	45	75	59	61	120
	0.3750	0.6250	0.4917	0.5083	
	0.0866	0.0866	0.0894	0.0894	

Pgm	F + S	+ + +	F + +	+ + S	n
	6	22	39	53	120
	0.0500	0.1833	0.3250	0.4417	
	0.0390	0.0692	0.0838	0.0889	

Chromosomen

Idh →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
Pgm →	6 0.1000 0.0759		53 0.8833 0.0812	1 0.0167 0.0324	60

Idh →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
Pgm →		39 0.6500 0.1207		21 0.3500 0.1207	60

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	6 0.0500 0.0390	21 0.1750 0.0680	54 0.4500 0.0890	39 0.3250 0.0838	120

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	59 0.4917 0.0894	60 0.5000 0.0895	1 0.0083 0.0163		120

Chromosomen (mit Ly/D)

Allele

F_6 STAMM Ly/D TRANS-4

n = 118

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S	F + LyD S +
		6 0.0508 0.0396		4 0.0339 0.0327
F Ly +	F F LyD + S	F F LyD + +	F + LyD + S	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S +	+ + LyD S S	+ + LyD S +
		51 0.4322 0.0894		56 0.4746 0.0901
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + +	+ + LyD + S	+ + LyD + +
				1 0.0085 0.0165

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	10 0.0847 0.0503		107 0.9068 0.0525	1 0.0085 0.0165	118

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
		57 0.4831 0.0902		61 0.5169 0.0902	118

Allele

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	10 0.0424 0.0257	61 0.2585 0.0559	108 0.4576 0.0636	57 0.2415 0.0546	236

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
67 0.2839 0.0575	169 0.7161 0.0575	117 0.4958 0.0638	119 0.5042 0.0638	236

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	10 0.0424 0.0257	62 0.2627 0.0562	57 0.2415 0.0546	107 0.4534 0.0635	236

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	117 0.4958 0.0638	118 0.5000 0.0638	1 0.0042 0.0083		236

Chromosomen (ohne Ly/D)

Chromosomen (mit Ly/D)

F_8 STAMM Ly/D TRANS-4

n = 86

Genotypen

Idh / Pgm	F D S		F D +		+ D S		+ D +	
F Ly S	F F LyD S S		F F LyD S +	14 0.1628 0.0780	F + LyD S S		F + LyD S +	
F Ly +	F F LyD + S		F F LyD + +		F + LyD + S	7 0.0814 0.0578	F + LyD + +	
+ Ly S	+ F LyD S S		+ F LyD S +	41 0.4767 0.1056	+ + LyD S S		+ + LyD S +	23 0.2674 0.0935
+ Ly +	+ F LyD + S		+ F LyD + +		+ + LyD + S		+ + LyD + +	1 0.0116 0.0227

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
76 0.4419 0.0742	96 0.5581 0.0742	85 0.4942 0.0747	87 0.5058 0.0747	172

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh / Pgm: F S	+ +	F +	+ S	n
14 0.0814 0.0409	25 0.1453 0.0527	62 0.3605 0.0718	71 0.4128 0.0736	172

Chromosomen

Idh / Pgm: F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
14 0.1628 0.0780	7 0.0814 0.0578	64 0.7442 0.0922	1 0.0116 0.0227	86

Idh / Pgm: F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	55 0.6395 0.1015	7 0.0814 0.0578	24 0.2791 0.0948	86

Idh: F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
21 0.1221 0.0489	31 0.1802 0.0574	65 0.3779 0.0725	55 0.3198 0.0697	172

Pgm: Ly S	D +	Ly +	D S	n
78 0.4535 0.0744	79 0.4593 0.0745	8 0.0465 0.0315	7 0.0407 0.0295	172

Chromosomen (mit Ly/D)

F_{10} STAMM Ly/D TRANS-4

n = 108

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S +	F + LyD S S	F + LyD S +
		20 0.1852 0.0733		8 0.0741 0.0494
F Ly +	F F LyD + S	F F LyD + +	F + LyD + S	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S +	+ + LyD S S	+ + LyD S +
	1 0.0093 0.0181	46 0.4259 0.0933	1 0.0093 0.0181	32 0.2963 0.0861
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + +	+ + LyD + S	+ + LyD + +

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
95 0.4398 0.0662	121 0.5602 0.0662	110 0.5093 0.0667	106 0.4907 0.0667	216

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	29 0.1343 0.0455	40 0.1852 0.0518	66 0.3056 0.0614	81 0.3750 0.0646	216

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	28 0.2593 0.0827		80 0.7407 0.0827		108

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	1 0.0093 0.0181	66 0.6111 0.0919	1 0.0093 0.0181	40 0.3704 0.0911	108

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	28 0.1296 0.0448	41 0.1898 0.0523	80 0.3704 0.0644	67 0.3102 0.0617	216

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	108 0.5000 0.0667	106 0.4907 0.0667		2 0.0093 0.0128	216

Chromosomen (mit Ly/D)

F_{12} STAMM Ly/D TRANS-4 n=92

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S + 11 0.1196 0.0663	F + LyD S S	F + LyD S + 6 0.0652 0.0505
F Ly +	F F LyD + S	F F LyD + +	F + LyD + S 1 0.0109 0.0212	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S 2 0.0217 0.0298	+ F LyD S + 37 0.4022 0.1002	+ + LyD S S	+ + LyD S + 34 0.3696 0.0986
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + +	+ + LyD + S	+ + LyD + + 1 0.0109 0.0212

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	+ D +	+ Ly S	+ Ly +	n
	17 0.1848 0.0793	1 0.0109 0.0212	73 0.7935 0.0827	1 0.0109 0.0212	92

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
	2 0.0217 0.0298	48 0.5217 0.1021	1 0.0109 0.0212	41 0.4457 0.1016	92

Allele

Idh →	Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
	68 0.3692 0.0697	116 0.6304 0.0697	93 0.5054 0.0722	91 0.4946 0.0722	184

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	19 0.1033 0.0440	42 0.2283 0.0606	49 0.2663 0.0639	74 0.4022 0.0709	184

Idh → / Pgm →	F Ly	+ D	+ Ly	F, D	n
	18 0.0978 0.0429	42 0.2283 0.0606	74 0.4022 0.0709	50 0.2717 0.0643	184

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	90 0.4891 0.0722	89 0.4837 0.0722	2 0.0109 0.0150	3 0.0163 0.0183	184

Chromosomen (mit Ly/D)

F 14 STAMM Ly/D TRANS-4 n=56

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S + 5 0.0893 0.0747	F + LyD S S	+ + LyD S + 8 0.1429 0.0917
F Ly +	F F LyD + S	F F LyD + +	F + LyD + S	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S + 17 0.3036 0.1204	+ + LyD S S	+ + LyD S + 25 0.4464 0.1281
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + +	+ + LyD + S	+ + LyD + + 1 0.0179 0.0347

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
35 0.3125 0.0858	77 0.6875 0.0858	55 0.4911 0.0926	57 0.5089 0.0926	112

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	13 0.1161 0.0593	35 0.3125 0.0858	22 0.1964 0.0736	42 0.3750 0.0897	112

Chromosomen (ohne Ly/D)

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	13 0.2321 0.1106		42 0.7500 0.1134	1 0.0179 0.0347	56

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
		22 0.3929 0.1279		34 0.6071 0.1279	56

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	13 0.1161 0.0599	34 0.3036 0.0852	43 0.3839 0.0901	22 0.1964 0.0736	112

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	55 0.4911 0.0926	56 0.5000 0.0926	1 0.0089 0.0174		112

Chromosomen (mit Ly/D)

F 16 STAMM Ly/D TRANS-4

n = 98

Genotypen

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +
F Ly S	F F LyD S S	F F LyD S + 3 0.0306 0.0341	F + LyD S S	F + LyD S + 3 0.0306 0.0341
F Ly +	F F LyD + S	F F LyD + +	F + LyD + S	F + LyD + +
+ Ly S	+ F LyD S S	+ F LyD S + 21 0.2143 0.0812	+ + LyD S S	+ + LyD S + 69 0.7041 0.0904
+ Ly +	+ F LyD + S	+ F LyD + +	+ + LyD + S	+ + LyD + + 2 0.0204 0.0280

Allele

Idh F	Idh +	Pgm S	Pgm +	n
30 0.1531 0.0504	166 0.8469 0.0504	96 0.4898 0.0700	100 0.5102 0.0700	196

Chromosomen (ohne Ly/D)

Idh → / Pgm →	F S	+ +	F +	+ S	n
	6 0.0306 0.0241	76 0.3878 0.0682	24 0.1224 0.0459	90 0.4592 0.0698	196

Chromosomen

Idh → / Pgm →	F Ly S	F Ly +	+ Ly S	+ Ly +	n
	6 0.0612 0.0475		90 0.9184 0.0542	2 0.0204 0.0280	98

Idh → / Pgm →	F D S	F D +	+ D S	+ D +	n
		24 0.2449 0.0851		74 0.7551 0.0851	98

Idh →	F Ly	+ D	+ Ly	F D	n
	6 0.0306 0.0241	74 0.3776 0.0679	92 0.4694 0.0699	24 0.1224 0.0459	196

Pgm →	Ly S	D +	Ly +	D S	n
	96 0.4898 0.0700	98 0.5000 0.0700	2 0.0102 0.0141		196

Chromosomen (mit Ly/D)

Literatur:

AYALA,F.J. a. POWELL, J.R. (1972): Enzyme variability in the D. willistoni group. VI. Levels of polymorphism and the physiological function of encymes. Biochem. Genet., 7: 331-345

BATESON, W. (1907): The progress of genetics since the rediscovery of Mendels paper. Progr.Rei.bot. 1: 368

BERGER,E. (1971): A temporal survey of allelic variation in natural and laboratory populations of D. mel. Genetics 67: 121-136

BODMER a. PARSONS (1962): Linkage and recombination in evolution. Advan. Genet. 11: 1-87

BODMER, W.F. (1976): Theory and interpretation of data. In: Karlin,S. and Nevo, E.: Population genetics and ecology. Acad. Press. N.Y.

CHARLESWORTH,D. and STROBECK,C. (1977): Effects of selfing on selection for recombination. Genetics, 86: 213-226

DARLINGTON,C.D. (1939): The evolution of genetic systems. Cambridge University press.

DOBZHANSKY, Th. (1970): Genetics of the evolutionary process. Columbia Univ. Press, N.Y.

EGGERS-SCHUMACHER, H.A. (1975): Numerische Studien zum Einfluß von Zufallsparametern auf populationsgenetische Modelle. Dissertation, Universität Tübingen, Fachb. Biologie.

EWENS,W. (1976): Theory and data analysis. In: Karlin, S. and Nevo, E.: Population genetics and ecology. Acad.Press. N.Y.

FISHER,R.A. (1930): The genetical theory of natural selection. Oxford, Clarendon Rress.

FONTDEVILA, AYALA, F.J. et al. (1975): Maintenance of allozyme polymorphism in experimental populations of Drosophila. Nature, 225: 149-150

FOX,D,J. (1971): The soluble citric acid cycle enzymes of D. melanogaster. I. (Genetic and ontogeny of NADP- linked isocitrate dehydrogenase). Biochem. Genet., 5: 69-80

FRANKLIN,I.R. a. LEWONTIN,R.C. (1970): Is the gene the unit of selection? Genetics, 65: 707-734

FRANKLIN,R.I. a. FELDMAN,M.W. (1977): Two loci with two alleles: Linkage equilibrium and linkage disequilibrium can be simultaneously stable. Theor.Pop.Biol., 12: 95-113

GEIRINGER,H. (1944): On the probability theory of linkage in Mendelian heredity. Ann.Math.Stat., 15: 25-57

GIESEL,J. (1977): A model of functional epistasis and linkage disequilibrium in populations with overlapping generations. Genetics, 86: 679-686

HALDANE, J.B.S. (1919): The combination of linkage values and the calculation of distances. J.Genet., 9: 299-309

HARRIS,H. (1975): Molecular evolution: The neutralist selectionist controversy. 59.jährl.Treffen der Federation of American Societies for experimental Biology in Atlantic City.

HARTL,D.L. (1976): The use of specific models in population genetics. In: Karlin S. a. Nevo E.: Population genetics and ecology. Acad. Press. N.Y.

HILL,W.G. a. ROBERTSON, A. (1969): Linkage disequilibrium in finite populations. Theor. and Appl. Genet. 38: 226-231

HIRAIZUMI,Y. (1971): Spontaneous recombination in Drosophila melanogaster males. Proc.Nat.Acad.Sci. 68: 268-270

HIRAIZUMI,Y.; SLATKO,B.; LANGLEY,C.; a. NILL,A. (1973): Recombination in Drosophila melanogaster male. Genetics, 73: 439-444

HJORTH,J.P. (1970): A phosphoglucomutase locus in Drosophila melanogaster. Hereditas, 64: 146-148

JONES,J.S. and YAMAZAKI,T. (1974): Genetic background and the fitness of allozymes. Genetics, 78: 1185-1189

KARLIN,S. a. FELDMAN,M. (1970): Linkage and selection: Two locus symmetric viability model. Theor.Pop.Biology, 1: 39-71

KARLIN,S. (1975): General two-locus selection models: Some objects, results and interpretations. Theor.Pop.Biol. 7: 364-398

KARLIN,S. a. CARMELLI,D. (1975a): Some population genetic models combining artificial and natural selection pressures: II.Two locus theory. Theor.Pop.Biol. 7: 123-148

KARLIN,S. a. CARMELLI,D. (1975b): Numerical studies on Two loci selection models with general viabilities. Theor.Pop. Biol. 7: 399-421

KARLIN,S. (1976): Value of theoretical models. In: Population genetics and ecology (KarlinS. a. Nevo,E.) Acad.Press.N.Y.

KARLIN,S. a. NEVO,E. (1976): Population genetics and ecology. Acad.Press.N.Y.

KIDWELL,M.G. a. KIDWELL,J.F. (1975): Spontaneous male recombination and mutation in isogenic derived chromosomes of Drosophila melanogaster. Journ.Hered., 66: 367-375

KIMURA,M. (1956): A model of a genetic system, which leads to closer linkage by natural selection. Evolution, 10: 278-287

KIMURA,M. a. OHTA,T. (1971): Theoretical aspects of population genetics. Princeton, Princeton N.Y.

KOJIMA,K. a. LEWONTIN,R.C. (1970): Evolutionary significance of linkage and epistasis. Aus: KOJIMA,K. (Edit.): Mathematical topics in population genetics. Springer, Berlin.

KOJIMA,K. (1971): Is there a constant fitness value for a given genotype? No! Evolution, 25: 281-285

KREYSZIG,E. (1975): Statistische Methoden und ihre Anwendungen. Wanderhoeck & Ruprecht, Göttingen (5.Auflage).

LAKOVAARA,S. a. SAURA,A. (1970): Genetic variation in natural populations of D.subobscura. Genetics 69: 377-384

LEIBENGUTH,F. (1977): Selection against homozygotes in the ADH-polymorphic system of Drosophila melanogaster associated with the lethal factor l(2)Stm., Biochem.Genet., 15:93-100

LEWONTIN,R.C. a. KOJIMA,K.I. (1960): The evolutionary dynamics of complex polymorphisms. Evolution, 14: 458-472

LEWONTIN,R.C. (1964): The interaction of selection and linkage. I. General considerations; Heterotic models. Genetics, 49: 49-67

LEWONTIN,R.C. (1974): The genetic basis of evolutionary change. Columbia University Press N.Y. a. London.

LI,C.C. (1955): Population genetics. University of Chicage Press, Chicago

LINDSLEY,D.L. a. GRELL,E.H. (1967)
Genetic variations of Drosophila melanogaster. Carnegie Institute of Washington, Pub.N°627

LINNEY,R. (1977): Polymorphism at two loci through selection for linear metric deviation. Heredity 38: 379-390

LITTLER,R.A. (1973): Linkage disequilibrium in two locus, finite, random mating models without selection or mutation. Theor.Pop.Biol., 4: 259-275

MAC INTYRE,R.J. a. WRIGHT,T.R.F. (1966): Responses of esterase 6 alleles of D.mel. and D.sim. to selection in experimental populations. Genetics, 53: 371-387

MAYNARD SMITH,J. a. HAIGH,J. (1974): The hitch hiking effect of a favourable gene. Genet.Res. 23: 23-35

MUHS,J. (1975a): Isoencyme frequencies in long term selection-lines of D. melanogaster: III.Isoenzyme frequencies of Est and larval alkaline phosphatase (Aph) in selection lines for short and long developmental rate. TAG 46: 191-195

MUHS,J. (1975b): Isoenzyme frequenzies in long term selection-lines of D. melanogaster: IV. Isoencyme frequencies of LAP in lines selected foe short and long developmental rate. TAG 46: 215-220

NEI,M. (1967): Modification of linkage intensity by natural selection. Genetics 57: 625-626

O'BRIEN,S. a. MAC INTYRE,R.J. (1971): Transient linkage disequilibrium in Drosophila. Nature, 230: 335-336

OHTA;T. (1971): Associative overdominance caused by linked detrimental mutations. Genet.Res. 18: 277-286

OHTA,T., a. KIMURA,M. (1970): Development of associative overdominance through linkage disequilibrium in finite populations. Genet.Res. 16: 165-177

OHTA,T. a. KIMURA,M. (1975): The effect of selected linked locus on heterocygosity of neutral alleles. Gen.Res. 25: 313-326

PFRIEM,P. (1975): Letalfaktorenfrequenz und Austausch Ungleichgewicht in bestrahlten Populationen von D. melanogaster. Diplomarbeit, Lehrstuhl f. Populationsgenetik, Tübingen

PFRIEM,P. (1978): Untersuchungen über das Schicksal von strahleninduzierten Mutationen in Abhängigkeit von Selektion und Rekombination mit rezessiven Genmarken in Experimentalpopulationen von D. melanogaster. Doktorarbeit am Lehrstuhl f. Populationsgenetik der Universität Tübingen.

POLIVANOV,S. (1964): Selection in experimental populations of D.melanogaster with different genetic backgrounds. Genetics 50: 81-100

POULIN - ALFELD, M. (1978): Allozyme and chromosomal polymorphism in a laboratory population of Drosophila subobscura. Doktorarbeit am Lehrstuhl Populationsgenetik der Universität Tübingen.

POWELL,J. (1973): Apparent selection of encyme alleles in laboratory populations of Drosophila. Genetics 75: 557-570

RASMUSON,M. a. RASMUSON,B. a. NILSON, R. (1967) A study of isoenzyme polymorphism in experimental populations of Drosophila melanogaster. Hereditas 57: 263-274

SCHULTZ,J. REDFIELD,H. (1951): Interchromosomal effects in crossing over in Drosophila. Cold Spring Harb.Symp.Quant. Biol. 16: 175-197

SCHWEITZER,M.D. (1953): An analytical study of crossing over in D. melanogaster. Genetics, 20: 497-527

SHAW,C.R. a. PRASAD,R. (1970): Starch gel electrophoresis - a compilation of recipes. Biochem. Genet. 4: 297-320

SINGH,R.S. a. LEWONTIN,R.C. a. FELTON,A.A. (1976): Genetic heterogeneity within electrophoretic "Alleles" of Xanthine dehydrogenase in Drosophila pseudoobscura. Genetics 84: 609-629

SPERLICH,D. u. FEUERBACH,H. (1969): Austauschungleichgewicht zwischen unabhängigen Inversionen von Drosophila subobscura. Theor.a.Appl.Genet. (TAG) 39: 104-112

SPERLICH,D. a. KARLIK,A. (1970): The genetic conditions in heterozygous and homozygous populations of Drosophila. I. The fate of alien chromosomes. Genetica 41: 265-304

SPERLICH,D. a. KARLIK,A. (1972): The genetic conditions in heterozygous and homozygous populations of Drosophila. II. X-Ray induced lethals in a homozygous and a heterozygous population. Genetica 43: 443-452

SPERLICH,D. (1973): Populationsgenetik. (Reihe: Grundlagen der modernen Genetik Bd.8). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

SPERLICH,D. a. FEUERBACH-MRAVLAG,H. (1974): Epistatic gene interaction, crossing over and linked and unlinked inversions in Drosophila subobscura. Evolution 28: 67-75

STROBECK,C. (1974): The two-locus model with sex differences in recombination. Genetics, 78: 791-797

STROBECK,C. The three locus model with multiplicative fitness values: The crystallization of the genome. Aus: Karlin,S. a. Nevo,E.: Population genetics and ecology; Academic Press, N.Y. (1976)

STROBECK,C.,SMITH,M. a. CHARLESWORTH,B. (1976): The effects of hitch hiking on a gene for recombination. Genetics 82: 547-558

THOMSON,G. (1977): The effect of a selected locus on linked neutral loci. Genetics 85: 753-788

TRIPPA,G. a. SANTOLAMAZZA C. a. SCOZZARI,R. (1970): Phosphoglucomutase locus in Drosophila melanogaster: Linkage and population data. Biochem.Genet. 4: 665-667

TRIPPA,G. et al. (1972): Phosphoglucomutase polymorphism in natural populations of Drosophila melanogaster. Accademia Nazionale dei Lincei: VIII-LII-6-Jun.1972

TRIPPA,G. et al. (1974): Studies on the phosphoglucomutase polymorphism in two successive years in natural populations of Drosophila melanogaster. Accademia Nazionale dei Lincei: VIII-LVI-1-1974

TRIPPA,G.,LOVERRE,A., CATAMO,A. (1976): Thermostability studies for investigated non electrophoretic polymorphic allels in Drosophila melanogaster. Nature, 260: 42-44

TRIPPA,G., CATAMO,A. et al. (1978): A simple approach for discovering common non-electrophoretic enzyme variability: A heat-denaturation study in Drosophila melanogaster. Biochem.Genet. 16

TURNER,J.R.G. (1976): Global theories of selection; In: Karlin,S. a. Nevo,E.: Population genetics and ecology. Acad.Press N.Y.

WALLACE,B. (1956): Studies on irradiated populations of Drosophila melanogaster. J.Genet. 54: 280-293

WOODRUFF,R.C. a. BORTOLOZZI,J. (1976): Spontaneous recombination in males of D.simulans. Heredity 37(2): 295-298

YAMAZAKI,T. (1977): The effects of overdominance on linkage in a multilocus system. Genetics 86: 227-236

YOSHIMURA,H. a. MUKAI,T. (1979): Lack of experimental evidence for frequency-dependent selection at the alcohol-dehydrogenase locus in D. melanogaster. Proc.Nat.Acad.Sci. 76(2): 876-878

Folgenden Personen bin ich zu Dank verpflichtet:

Herrn Univ.Prof. Dr. Diether Sperlich danke ich für die Überlassung des Themas sowie für seine Ratschläge und Hinweise, die mir eine wertvolle Hilfe waren.

Herrn Dr. Wilhelm Pinsker danke ich für die Hilfe bei der Lösung technischer Fragen, insbesondere der Erarbeitung elektrophoretischer Methoden.

Herrn Dr. Peter Pfriem danke ich für seine Hilfe bei Problemen theoretischer Natur und für Hinweise bei der Erstellung von Computerprogrammen.

Frau Karin Stögerer danke ich für die stets pünktliche und exzellente Zubereitung des Nährmediums.

LEBENSLAUF

9.4.1950	Geboren in Steyr (Österreich) als Sohn eines Finanzbeamten und einer Handarbeitslehrerin;
1956 - 1960	Volksschule in Steyr;
1960 - 1961	1 Jahr Hauptschule in Steyr;
1961 - 1970	Bundesrealgymnasium in Steyr. Matura im Juni 1970;
1970 - 1971	Militärdienst beim Österreichischen Bundesheer;
1971 - 1977	Studium an der Paris Lodron Universität Salzburg. Fach "Biologie und Erdwissenschaften". Zusätzlich Prüfungen und Praktika in Chemie und Physik;
19.6.1976	Verehelichung in Salzburg;
3.2.1977	Lehramtsprüfung bei der Bundesstaatlichen Prüfungskommission für das Lehramt an höheren Schulen in Salzburg. Befähigung zum Unterrichten des Faches Biologie an allen Klassen des Gymnasiums.
17.3.1977	Graduierung zum Magister der Naturwissenschaften an der Universität Salzburg;
März 1977 bis Juli 1979	Anfertigung einer Dissertation am Lehrstuhl für Populationsgenetik der Universität Tübingen unter der Anleitung von Herrn Univ.Prof.Dr.D. Sperlich. Gleichzeitig Mitarbeit als wissenschaftlicher Angestellter an einem Forschungsprojekt der Deutschen Forschungsgemeinschaft;
Ab Sept. 1979	Lehrtätigkeit am Privatgymnasium "Sacre Coeur" in Bregenz (Österreich).

Meine wichtigsten Universitätslehrer waren

in SALZBURG:

H. ADAM
G. CZIHAK
G. FRASL
R. GÖNNER
O. KIERMAYER
W. KISSER
K. KRATOCHWIL
H. MEIXNER
R. OLECHOWSKI
E. POHL
E. ROTH
F. RÜCKER
H.B. STRACK
H. WAGNER

in TÜBINGEN:

W. ENGELS
V. HEMLEBEN
W. HEWERS
W. ROSSBACH
W. SEYFFERT
D. SPERLICH
K. WÖHRMANN